ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

FORTGEFÜHRT VON ERNST EHLERS †

HERAUSGEGEBEN VON

W. SCHLEIP UND **J. W. HARMS**
O. PROF. D. UNIV. WÜRZBURG — O. PROF. D. UNIV. TÜBINGEN

139. BAND

MIT 288 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 4 TAFELN

LEIPZIG
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT M. B. H.
1931

Inhalt des hundertneununddreißigsten Bandes.

Erstes Heft

Ausgegeben Juli 1931

Zweites und drittes Heft

Ausgegeben September 1931

Viertes Heft

Ausgegeben Oktober 1931

Untersuchungen über Anatomie und Zellkonstanz von Synchaeta (S. grimpei REMANE, S. baltica EHRENB., S. tavina HOOD und S. triophthalma LAUTERBORN).

Ein Beitrag zur Frage der Artunterschiede bei konstantzelligen Tieren.

Von

Fritz Peters.
(Aus dem Zoologischen Institut Kiel.)

Mit 69 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Die so artenreiche Gruppe der Rädertiere ist zwar in den groben Grundzügen ihres anatomischen Baues gut bekannt, genau untersucht wurden jedoch nur: *Epiphanes senta* = *Hydatina senta* (Martini 1912), *Asplanchna priodonta* (Nachtwey 1925) sowie *Testudinella* (Seehaus 1930). So kommt es, daß wir die Variationen mancher Organsysteme innerhalb der Rädertiere (z. B. Muskulatur, Sinnesorgane, Nervensystem), also die vergleichende Anatomie der Rädertiere, sehr schlecht kennen. Aus diesem Grunde soll den eben genannten Monographien hier eine weitere angereiht werden, nämlich die der im Süßwasser und Meerespelagial weit verbreiteten Gattung *Synchaeta*, die zusammen mit *Ploesoma* und *Polyarthra* die Familie der *Synchaetidae* bildet.

Aber nicht nur rein morphologische Gesichtspunkte waren für diese Arbeit maßgebend. Die Gattung *Synchaeta* enthält zahlreiche nahe verwandte Arten, und so liegt hier ein günstiges Objekt vor, um

die Frage nach den Artunterschieden bei konstantzelligen Tieren zu prüfen. Die Erkenntnis des starren, scheinbar unveränderlichen Baues der konstantzelligen Tiere hat ja dazu geführt, diese Tiere als »Sackgassentiere« zu bezeichnen, also als Tiere, die infolge dieser Starrheit des Baues jede Möglichkeit zu phylogenetischer Weiterentwicklung verloren haben. Diese Sackgassenhypothese ist schon mehrfach kritisiert worden, prüfen läßt sie sich jedoch nur durch eine Untersuchung nahe verwandter Arten, die allein die Entscheidung geben soll, ob die Artunterschiede bei konstantzelligen Tieren anderer Natur sind als bei nichtkonstantzelligen, ob verschiedene Arten im gesamten Bau oder in einzelnen Organen gleiche Zellzahlen besitzen oder nicht usw. Aus diesem Grunde wurden vier Arten der Gattung *Synchaeta* möglichst eingehend untersucht.

Die Arbeit wurde während des Jahres 1929 am Zoologischen Institut der Universität Kiel ausgeführt. Fur die Anregung dazu sowie für stete Forderung und Unterstützung bei ihrer Ausführung bin ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Remane, zu wärmstem Dank verpflichtet.

Material und Methoden.

S. tavina trat von August bis Oktober in größerer Anzahl im Brackwasser der Kolberger Heide auf. Sie konnte mehrere Wochen lang in einem offenen Glaszylinder gehalten und so bequem untersucht werden.

Die drei anderen Synchäten wurden in der Förde von den Anlegebrücken vor der Seeburg aus erbeutet. Von Juni bis September war kein Rädertier zu finden, bis dann Anfang Oktober zum erstenmal *S. triophthalma* im Plancton vorhanden war. Mitte Oktober kam dann *S. baltica* und Ende Oktober *S. grimpei*. Sie blieben bis Mitte Dezember. Im Gegensatz zu der zähen *S. tavina* konnte man sie aber kaum länger als 1 Tag im Glasgefäß halten.

Gewöhnlich weisen die Synchäten zwei Maxima auf: April bis Mai und Juli bis November. 1929 wurde aber wegen des vorangegangenen strengen Winters das erste Maximum ganz unterdrückt und das zweite auf die Monate Oktober bis Dezember verschoben.

Allgemein kann ich sagen, daß die Synchäten namentlich bei ruhigem Wetter und Sonnenschein häufig vorkamen.

Außer der Lebendbeobachtung wurden fixierte Tiere in toto untersucht, ungefärbt und gefärbt. Schon dadurch ließ sich der wesentliche Aufbau, der Verlauf der Muskeln und Nerven festlegen.

Die Synchäten wurden durch Holzessigdämpfe betäubt und mit 2%igem Formalin fixiert. Baldige Untersuchung erwies sich als vorteilhafter, da bei längerem Aufbewahren in Formol die Muskeln nicht mehr straff blieben. Die verdunstende Flüssigkeit wurde dabei durch hinzugegebenes Formalin ersetzt. Ein solches Präparat ließ sich auch wochenlang in der feuchten Kammer aufheben und zu jeder Zeit zur Beobachtung heranziehen.

Zur Fixation für gefärbte Totalpräparate genügte ebenfalls 2%iges Formalin ($^1/_2$ Stunde). Gefärbt wurde mit Alauncarmin (12 Stunden) oder Chrom-

alauncarmin (48 Stunden). Das Entwässern erforderte natürlich viele Zwischenstufen. Als Intermedium diente Nelkenöl. Dabei wurde der Alkohol langsam mit Nelkenöl unterschichtet und dann durch Verdunstung entfernt. Diese Präparate wurden besonders zu Kernzählungen benutzt, namentlich im Gehirn-, Mastax- und Caudalganglion.

Für Schnittpräparate wurden die Synchäten ebenfalls betäubt, und zwar zunächst durch Cocain, später durch Holzessigdampfe. Fixiert wurde mit PETRUNKEWITSCHS Gemisch, FLEMMINGscher Lösung oder 1%iger Osmiumsäure, wobei sich das erstere als das beste zeigte. Die HOFFMANNsche Methode diente dann zum Hochführen durch die Alkohol- und Paraffinstufen. Die Dicke der Schnitte betrug 5 μ, ausnahmsweise auch 3 oder 6 μ. Als Farbungsmittel wurden benutzt Eisenhamatoxylin nach HEIDENHAIN, Hamatoxylin nach DELAFIELD, die van GIESONsche Farbung und Azanfarbung. Am geeignetsten erwiesen sich die beiden ersteren. Namentlich Eisenhamatoxylin nach HEIDENHAIN mit Gegenfärbung von Eosin und Lichtgrün war sehr gut. Ließ man Lichtgrün nur einen Moment einwirken, so farbten sich dadurch nur die Hartteile des Mastax grün.

Zum genaueren Studium des Kauapparates wurde er durch Kaliumhypochlorit (JAVELLEsche Lösung) isoliert.

Elective Nervenfarbung mit frisch bereiteter ganz schwacher Methylenblaulösung gelang nicht.

Die Dimensionen der untersuchten Arten sind: *S. grimpei*: Lange bis 440 μ, Breite an den Aurikeln 190 μ, an den Lateraltastern 50 μ, bei den Zehen 10 μ; *S. baltica*: Lange 275—504 μ, Breite an den Aurikeln 180—270 μ, am Hals 144—153 μ, Rumpf etwa 180 μ; *S. tavina*: Lange 162—312 μ, Breite an den Aurikeln 94—165 μ, Hals 77—99 μ, Rumpf 86—116 μ; *S. triophthalma*: Lange 243—266 μ, Breite an den Aurikeln 160—178 μ, Hals 115—133 μ.

A. Literaturübersicht.

Alle Angaben über *Synchaeta* aus dem vorigen Jahrhundert sind rein systematisch und ökologisch. Brauchbare Angaben uber die Anatomie fehlen ganz. Selbst die *Synchaeta*-Monographie von ROUSSELET (1902) bringt über die Anatomie nur ganz allgemeine Angaben; eben das, was sich am lebenden Tier und Totalpräparat bei mittlerer Mikroskopvergrößerung erkennen läßt. Lediglich die Angaben über die Hartteile des Mastax sind genauer. Viel eingehender sind die Untersuchungen ZELINKAS (1907) an *S. atlantica*, doch blieben auch hier die Angaben infolge des schlecht fixierten Materials sehr unvollkommen. Einen wesentlichen Fortschritt brachte die Arbeit BEAUCHAMPS (1909), der aber seinem Plane gemäß nur wenige Organe (Räderorgan, Retrocerebralorgan, Darmtractus) untersuchte, und diese nur soweit, wie es für seine vergleichend anatomischen Fragen notwendig war, d. h. nicht bis zur Zellanalyse. Die neueste Arbeit von LEHMENSICK uber *S. pectinata* bringt gleichfalls nur eine Auswahl einzelner Organe (Magen, Oesophagus, Gonade, Protonephridien), besonders eigenartig sind seine Befunde an den Protonephridien, die aber zum Teil, wie im folgenden gezeigt wird, nicht bestätigt werden können. LEHMENSICKS Abbildung der Organisation ist in mancher Hinsicht unklar, so daß gerade diese Arbeit die Notwendigkeit einer genauen morphologischen Analyse von *Synchaeta* zeigt.

Angaben über Zellkonstanz sind spärlich. ROUSSELET (1902) gibt an, daß im »Ovar« von *S. pectinata* 8—16 »Keimzellen« vorkommen — gemeint sind damit die großen Kerne im Dotterstock. ZELINKA findet bei *S. atlantica* acht Dotterstockkerne. LEHMENSICK (1926) stellt Zellkonstanz bei *S. pectinata* im Magen und in den Magendrüsen fest, indem er für den Magen, »soweit er dickwandig ist«, 32 Zellen registriert und die Magendrüsen als ein Syncytium von je acht Kernen darstellt. »Hierzu kommt jederseits noch eine Zelle, von der man nicht recht sagen kann, ob sie der Drüse oder dem Magen angehört.«

B. Vergleichende Anatomie von S. grimpei, S. baltica, S. tavina und S. triophthalma.

a) Integument.

Das Integument der Synchäten baut sich, wie das anderer Rädertiere, aus zwei dünnen Schichten auf, aus der Epidermis und der Cuticula. Die etwa 0,5 μ starke Epidermis bildet ein einheitliches Syncytium, besitzt keine Basalmembran und wird daher allgemein als »Hypodermis« bezeichnet. Sie wölbt sich bei *S. tav.* bogenartig zwischen den einzelnen Ringmuskeln nach innen vor (Abb. 9). Die Cuticula ist ein dünnes Häutchen, das sich nur in den Zehen und um den Mund herum etwas verstärkt; sie besteht nicht aus Chitin, da sie in JAVELLEscher Lösung leicht und in Kalilauge etwas schwerer löslich ist.

Die in der Hypodermis liegenden Kerne sind, der Größe der Arten entsprechend, auch verschieden groß. Bei *S. balt.* beträgt der Durchmesser 3,5 μ, bei *S. grimp.* 2,8—3,5 μ und bei *S. tav.* und *S. triophth.* 2,1—2,8 μ. Sie sind von kugeliger Beschaffenheit und enthalten nur sehr wenig chromatische Substanz. Man erkennt einen punktförmigen Nucleolus in der Mitte — bei *S. balt.* deren zwei — und kleine chromatische Partikel an der Wandung. Die Hypodermis wölbt sich über diesen Kernen nach innen vor, und ihr feinkörniges Plasma häuft sich an diesen Stellen etwas an.

Abb. 1—11 und 57, 58 zeigen die Verteilung der Kerne. Genau registriert sind nur die Kerne zwischen Circumapicalband und Fußspitze, die des Apicalfeldes nur bei *S. triophth.* Als konstante Zahlen ergeben sich für *S. grimp.* und *S. tav.* je 60, für *S. balt.* 76 und für *S. triophth.* 57 Hypodermiskerne. Davon entfallen auf die Dorsalseite bei *S. grimp.* und *S. tav.* je 34, bei *S. balt.* 46 und bei *S. triophth.* 31 Kerne, auf die Ventralseite bei *S. grimp.*, *S. tav.* und *S. triophth.* je 26 und bei *S. balt.* 30 Kerne. Auf dem Apicalfeld von *S. triophth.* befinden sich 25 Kerne (Abb. 12, *hn*). Allgemein liegen die Kerne bei allen vier Synchäten in acht Längsreihen, die mehr oder weniger deutlich hervortreten, und zwar je zwei Reihen dorsal, ventral und lateral. Die meisten

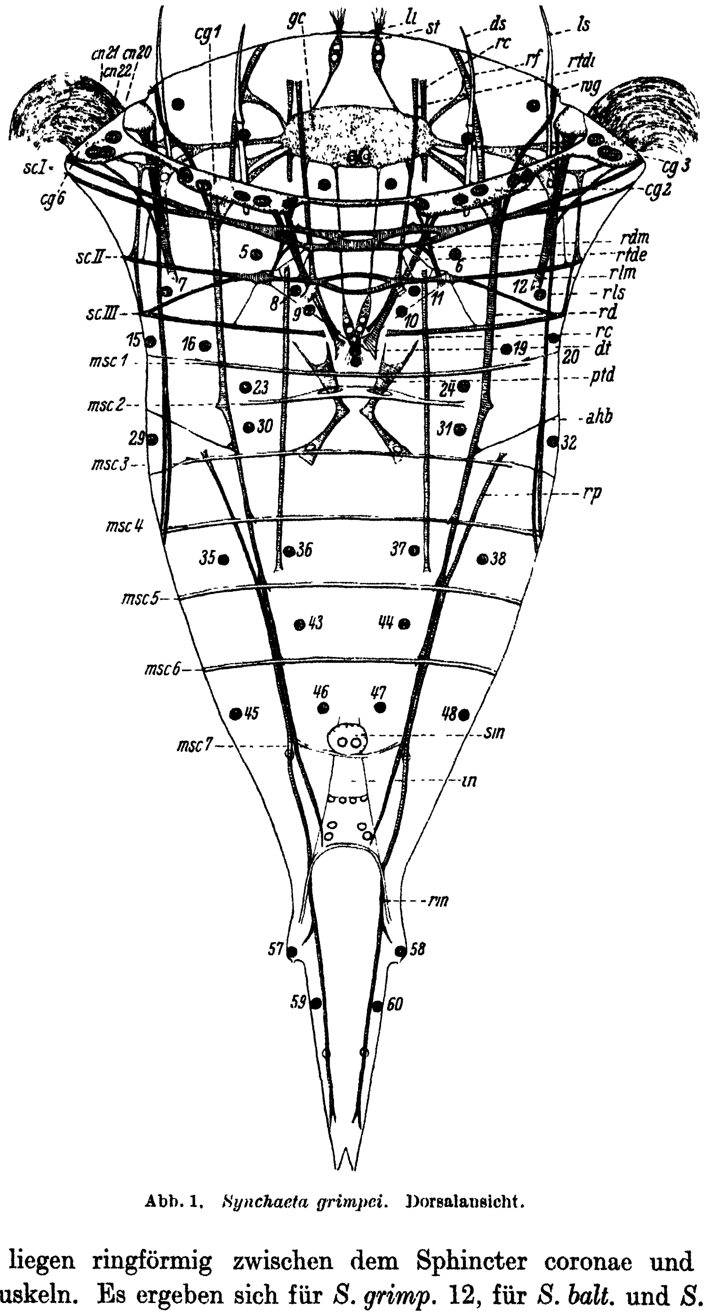


Abb. 1. *Synchaeta grimpei*. Dorsalansicht.

Kerne liegen ringförmig zwischen dem Sphincter coronae und den Ringmuskeln. Es ergeben sich für *S. grimp.* 12, für *S. balt.* und *S. tav.* 13 und für *S. triophth.* 14 solcher Ringe von Hypodermiskernen. Außer-

dem kann man feststellen, daß durchweg die Kerne abwechselnd eng und weit verteilt sind. Das trifft namentlich für *S. triophth.* zu.

Einige Kerne, die für zwei, drei oder alle vier Synchäten dieselbe konstante Lage haben, seien besonders erwähnt: zunächst die der Ventralseite:

Die Hypodermiskerne 1 und 2 bei *S. grimp.* und *S. balt.* und 2 und 3 bei *S. triophth.* liegen unter der Matrix. Die Kerne 3 und 4 bei *S. grimp.*, 7 und 8 bei *S. balt.*, 1 und 2 bei *S. tav.* und 6 und 7 bei *S. triophth.* finden wir zwischen dem ersten und zweiten Muskel des Sphincter coronae, bei *S. balt.* 85 μ und bei den anderen Synchäten 45—53 μ voneinander entfernt. Die Kerne 3 und 6 bei *S. tav.* und 8 und 9 bei *S. triophth.* liegen zwischen dem zweiten und dritten Muskel des Sphincter coronae. Die Kerne 13, 14, 21 und 22 bei *S. grimp.*, 9—12 bei *S. balt.* und 16 und 17 bei *S. triophth.* haben ihren Platz unter dem Sphincter coronae. Die Kerne 25—28 bei *S. grimp.* entsprechen den Kernen 19—22 bei *S. tav.* Sie liegen auf der Höhe des Ansatzes des schräg von der Lateral- auf die Ventralseite verlaufenden Muskels, über einem kleinen Ringmuskel der Ventralseite. Die Kerne 39—42 bei *S. grimp.* zwischen dem fünften und sechsten Ringmuskel, 47—50 bei *S. balt.* zwischen dem vierten und fünften, 31—34 bei *S. tav.* und 34—37 bei *S. triophth.* zwischen dem dritten und vierten Ringmuskel haben ihren Platz auf der Höhe der Insertionsstelle des Hauptventralretractors. Die Kerne 59—62 bei *S. balt.* und 47—50 bei *S. tav.* finden wir unter dem sechsten Ringmuskel, auf dessen Höhe bei beiden Tieren die Lateraltaster münden. Die Kerne 53 und 54 bei *S. grimp.*, 67 und 68 bei *S. balt.*, 55 und 56 bei *S. tav.* und 52 und 53 bei *S. triophth.* liegen am Rumpfende, bei den letzten drei Synchäten eben über dem Fußsphincter. Im Fuß befinden sich auf der Ventralseite bei *S. balt.* ein Paar und bei *S. tav.* und *S. triophth.* je zwei Paar Kerne.

Dann kommen die analogen Hypodermiskerne der Dorsalseite: Die Kerne 7—12 bei *S. grimp.* haben ihren Platz zwischen dem zweiten und dritten Muskel des Sphincter coronae und entsprechen den Kernen 13—18 bei *S. balt.*, 7—12 bei *S. tav.* und 10—15 bei *S. triophth.*, die unter dem Sphincter coronae liegen. An dieser Stelle sei bemerkt, daß die Lage der Kerne zueinander nicht immer genau konstant ist. Man findet z. B. die Kerne 8 und 9 und 10 und 11 bei *S. grimp.* und die entsprechenden Kerne der übrigen Synchäten dicht nebeneinander. Die Kerne 17 und 18 bei *S. grimp.* und 24 und 25 bei *S. balt.* liegen unter dem Dorsaltaster; die Kerne 15 und 16 bei *S. tav.* und 20 und 21 bei *S. triophth.* liegen daneben. Die Kerne 15, 16, 19 und 20 bei *S. grimp.*,

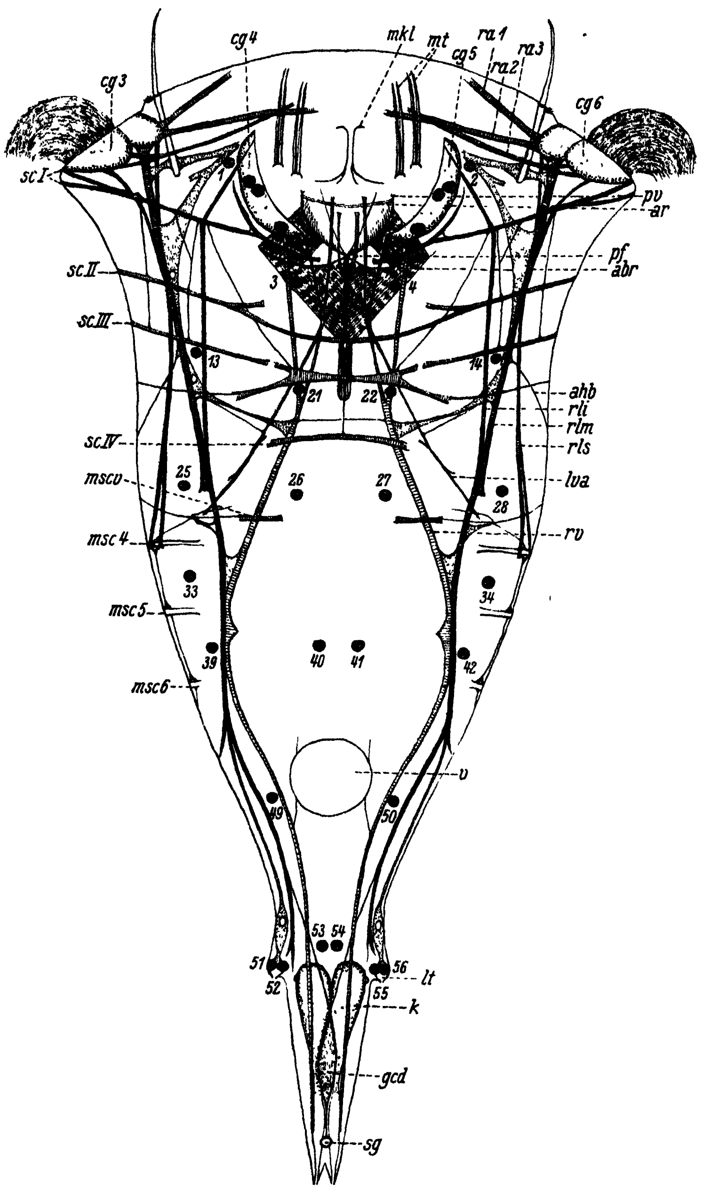


Abb. 2. *S. grimp.* Ventralansicht.

13, 14, 17 und 18 bei *S. tav.* und 18, 19, 22 und 23 bei *S. triophth.* finden sich über dem ersten Ringmuskel. Die Kerne 29—32 zwischen dem zweiten und dritten Ringmuskel bei *S. grimp.* entsprechen den Kernen

31—36 bei *S. balt.* und 23—28 bei *S. tav.* zwischen dem ersten und zweiten Ringmuskel.

Die Kerne 35—38 bei *S. grimp.* zwischen dem vierten und fünften Ringmuskel, 43—46 bei *S. balt.*, 35—38 bei *S. tav.* und 38—41 bei *S. triophth.* zwischen dem dritten und vierten Ringmuskel treffen wir auf der Höhe der Ansatzstelle des M. retractor centralis.

Die bei allen Synchäten im nächsten Ringmuskelzwischenraum liegenden zwei Kerne entsprechen ebenfalls einander. Sie sind bei den beiden großen Synchäten etwa 43 μ und bei den kleinen 14—18 μ voneinander entfernt.

Die Kerne 54—57 bei *S. balt.* und 43—46 bei *S. tav.* befinden sich zwischen dem fünften und sechsten Ringmuskel, also über der Höhe der Lateraltaster. Die Kerne 45—48 bei *S. grimp.*, 63—66 bei *S. balt.* und 51 und 54 bei *S. tav.* haben ihren Platz zwischen dem sechsten und siebenten Ringmuskel. Im Fuß befinden sich auf der Dorsalseite bei *S. grimp.* und *S. balt.* je ein Paar Hypodermiskerne.

Von den Hypodermiskernen des Apicalfeldes sah ich bei *S. grimp.* und *S. balt.* je einen Kern dorsal vor den Hügeln der Lateralstyli und bei *S. grimp.* ein Paar vor den Dorsalstyli und ein Paar über der Plasmabrücke zwischen der dorsalen Matrix. Ihre Lage bei *S. triophth.* zeigt Abb. 12, *hn.* In der Mitte befindet sich ein kleiner unpaarer Hypodermiskern, der nur 1,4 μ mißt.

Von einer Übereinstimmung der Kernzahl und -lage bei den *Synchaeta*-Arten kann aber trotz der angegebenen Homologien keine Rede sein.

b) Räderorgan.

Das Räderorgan der Synchäten, das DE BEAUCHAMP schon für *S. oblonga* analysiert hat, besteht aus einem weiten Wimperkranz um den Kopf, der sich aus dem Circumapicalband und dem ventralen Rand des Buccalfeldes zusammensetzt. Die Wimperreihe ist durch Lücken in zwei dorsale, zwei ventrale und zwei laterale Teilstücke zerlegt. Die letzteren bilden die bekannten Wimperohren oder Aurikel. Die Wimpern wurzeln in Plasmapolstern, die wohl allen Rädertieren zukommen. Diese Polster bilden somit die Wimperkranzmatrix, die ebenfalls in sechs Abschnitte geteilt ist. Sie besteht bei *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. triophth.* aus vielkernigen Syncytien. Die dorsalen Matrixwülste sind untereinander und mit denen der Wimperohren durch schmale Plasmabrücken verbunden. Die ventralen stehen isoliert und nehmen bei *S. grimp.* und bei *S. balt.* eine zum Kopfumfang etwas

quergestellte Lage um den Mund ein. Bei *S. tav.* setzt sich jeder der sechs Abschnitte aus drei großen ein- bis zweikernigen »Zellen« und

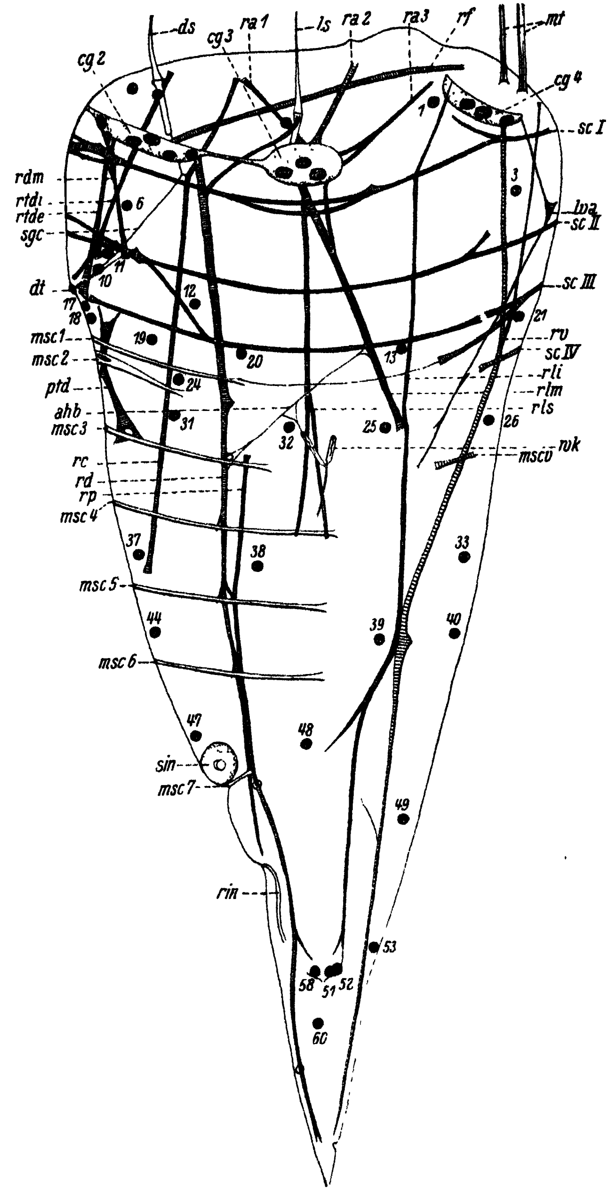


Abb. 3. *S. grimp.* Seitenansicht.

Syncytien zusammen, in der Art etwa wie Martinis Cingulum»zellen« bei *Hydatina*, nur nicht in derselben Zahl und Anordnung.

Die Zahl aller Kerne in der Wimperkranzmatrix beträgt bei *S. grimp.* und *S. balt.* 22, bei *S. triophth.* 30 und bei *S. tav.* 26. Bei den beiden

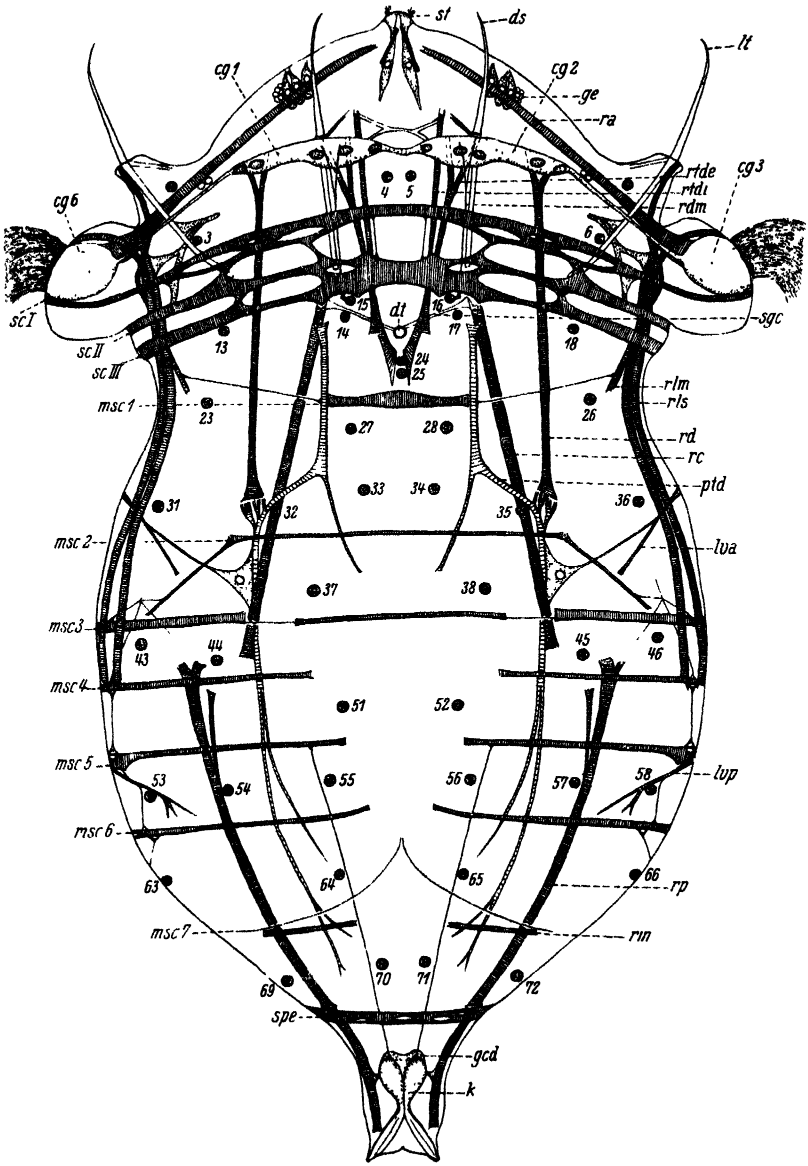


Abb. 4. *S. baltica.* Dorsalansicht.

ersteren entfallen davon auf die Dorsalseite je zehn, auf die Lateralseite je sechs und auf die Ventralseite je sechs Kerne. Bei den beiden letzteren

kommen auf die Dorsalseite auch je zehn Kerne, bei *S. triophth.* auf die Lateralseite zwölf und auf die Ventralseite acht und bei *S. tav.* auf die Lateralseite sechs und auf die Ventralseite zehn Kerne.

Die Syncytien der dorsalen Matrix bei *S. grimp.* (Abb. 1, 3, *cg* 1 und 2) bilden eine einheitliche Verdickung der Hypodermis nach innen und sind je 49 μ lang und 11 μ breit. Die schmale Plasmabrücke zwischen ihnen mißt 42 μ und ist 3 μ breit. Bei *S. balt.* (Abb. 4, 6, *cg* 1 und 2) weisen sie nach der Mitte zu eine Verdickung von 13 μ auf, während die äußeren Hälften nur 7 μ breit sind. Die Länge beträgt je 70 μ. Sie rücken in der Mitte ziemlich dicht zusammen und sind durch eine kleine, nach unten gebogene, 3 μ breite Plasmabrücke verbunden. Die dorsalen Wimperpolster von *S. triophth.* (Abb. 10, *cg* 1 und 2) sind je 42 μ lang und 4—6 μ breit, bei den Kernen etwas vorgewölbt. Auch zwischen ihnen bemerkt man eine kleine Plasmabrücke. Ganz abweichend davon ist die Matrix von *S. tav.* gebaut (Abb. 7, 9, *cg* 1—6). Dorsal finden wir je drei im Verhältnis zum Tier große beutelartige »Zellen«, die 11 : 14 μ messen. Median besteht eine Lücke von 14 μ. In *cg* 1, 2, 5 und 6 liegen je zwei Kerne und in *cg* 3 und 4 je ein Kern ungefähr symmetrisch zueinander. Man kann sie schon im Totalpräparat sehr gut erkennen. Sie sind kugelig und 3,5—4,2 μ groß. Da ich keine Schnitte von *S. tav.* gemacht habe, kann ich nur sagen, daß sie »hohl« erscheinen. Die Kerne der dorsalen Matrix bei den übrigen Synchäten nehmen, wie die Abbildungen zeigen, dieselbe Lage zueinander ein wie bei *S. tav.*: außen liegen je zwei Kerne, dann folgen in einigem Abstand nochmals je zwei, und ganz innen, nahe der Plasmabrücke, liegt je ein Kern. Man kann sie bei *S. triophth.* und *S. grimp.* noch ganz gut im Totalpräparat erkennen, namentlich, wenn die Tiere mit Holzessig behandelt sind, bei *S. balt.* jedoch nur auf Schnitten. Die Kerne sind von ovaler Beschaffenheit und haben bei *S. grimp.* und *S. balt.* eine Größe von 4,2 : 4,9 μ, bei *S. triophth.* von 1,8 : 2,5 μ. Bei *S. grimp.* besitzen sie nur chromatische Substanz an der Wandung (Abb. 36), bei den beiden anderen Synchäten außerdem noch einen kleinen Nucleolus (Abb. 61).

Die Syncytien der Wimperohren bei *S. grimp.* (Abb. 1, 3, *cg* 3 und 6) messen, von ventral oder dorsal gesehen, etwa 14 : 28 μ. Sie besitzen in der Mitte eine Vorwölbung nach innen, an der die Lateralretractoren und seitlichen Kopfmuskeln inserieren. In ihnen liegen je drei Kerne, *cn* 11—13 und 20—22, die etwas größer sind als die dorsalen, nämlich 4,9 : 6,3 μ. Daß die Matrixkerne nicht alle von derselben Größe sind, beschreibt schon Martini bei *Hydatina* für Kerne in derselben »Zelle«! Die Plasmabrücke nach *cg* 1 und 2 ist 28 μ lang und 4 μ

breit. Bei *S. balt.* sind *cg* 3 und 6, den großen Wimperohren entsprechend, größer: etwa 28 : 35 μ. Doch fehlt bei ihnen die mittlere Vorwölbung,

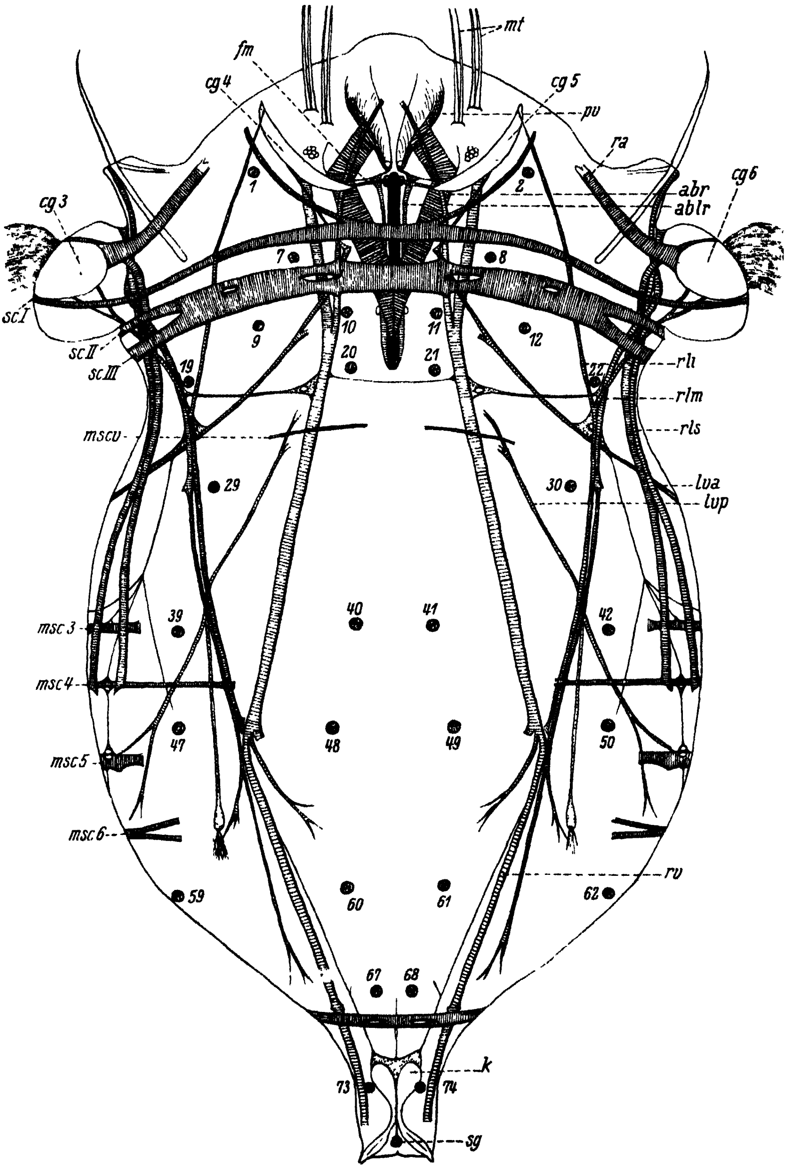


Abb. 5. *S. balt.* Ventralansicht.

die Muskeln inserieren direkt an ihnen. Die Plasmabrücke nach *cg* 1 und 2 ist 63 μ lang und 3 μ breit. *S. triophth.* weist wiederum die plas-

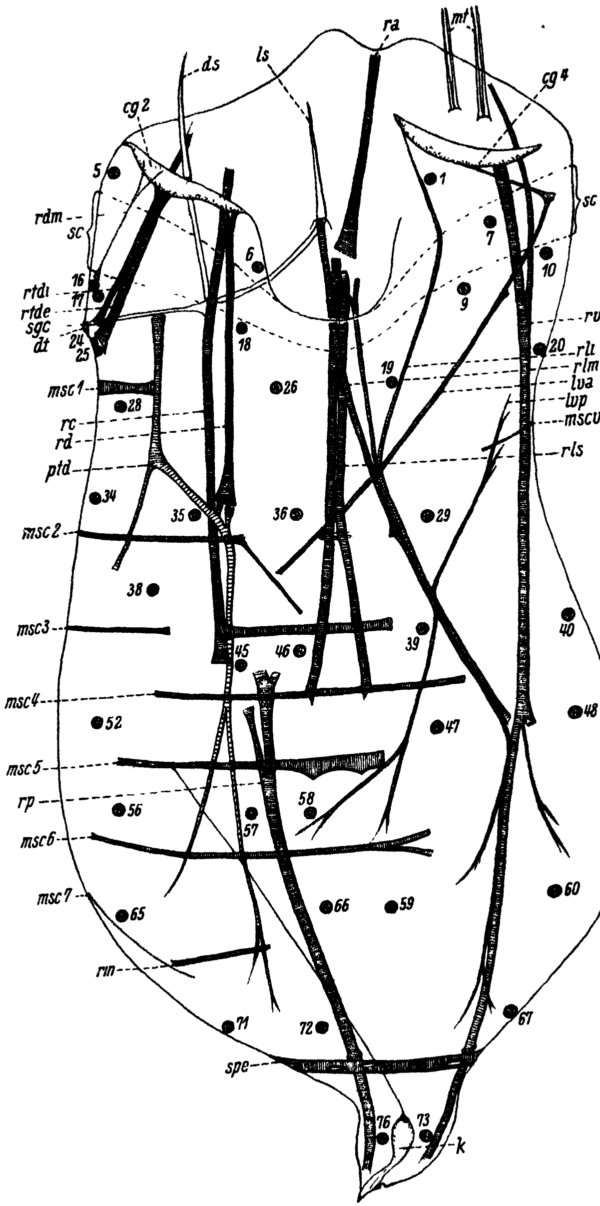


Abb. 6. *S. balt.* Seitenansicht.

matische Vorwölbung auf, in der sich je zwei Kerne befinden. Sie mißt 21—28 : 14 μ. Die eigentliche Aurikelmatrix ist, von dorsal oder ventral gesehen, 14—21 μ lang und an der breitesten Stelle 7—11 μ breit. Ihre Form läßt sich aus Abb. 10, 11, 12 erkennen. Die acht Kerne

darin sind so verteilt, daß auf den dorsalen Abschnitt je drei Kerne, *cn* 11—13 und 28—30, und auf den ventralen Abschnitt je ein Kern, *cn* 16 und 25, kommen. Bei *S. tav.* besteht die Aurikelmatrix aus je drei »Zellen« (Abb. 9, *cg* 7—9 und 16—18), in welchen sich je ein Kern befindet. *cg* 7, 9, 16 und 18 messen 11 : 18 μ, *cg* 8 und 17 6 : 8 μ. Zwischen ihnen inserieren die Muskeln.

Die Syncytien der ventralen Seite bei *S. grimp.* und *S. balt.* haben eine sichelförmige Gestalt (Abb. 2, 5, *cg* 4 und 5). Sie messen bei *S. grimp.* 11 : 49, bei *S. balt.* 7 : 56 μ. In jedem Syncytium befinden sich drei Kerne, *cn* 14—16 und 17—19, die bei *S. grimp.* etwas kleiner sind als die dorsalen, nämlich 3,5 : 4,2 μ. In *cg* 4 und 5 bei *S. triophth.*, die median 26 μ voneinander entfernt sind, liegen je vier Kerne, *cn* 15—18 und 19 bis 22. *S. tav.* zeigt ebenso wie dorsal auch ventral sechs »Zellen« (Abb. 8, *cg* 10—15), die eine Größe haben von etwa 11 : 21 μ. Die mittleren, *cg* 12 und 13, sind 18 μ voneinander entfernt. In *cg* 10 und 15 befinden sich je zwei Kerne, *cn* 14, 15 und 22, 23, in *cg* 11 und 14 je ein Kern, *cn* 16 und 21, und in *cg* 12 und 13 wieder je zwei Kerne, *cn* 17, 18 und 19, 20, die symmetrisch zueinander liegen.

Das Plasma der Syncytien und Zellen ist sehr feinkörnig und dicht, namentlich an der Peripherie. Es enthält stärker färbbare Einlagerungen, die zum Teil von einem hellen Hof umgeben sind und leicht als Kerne gedeutet werden können. Hirschfelder, Martini und Nachtwey beschreiben dieselben Körper bei *Eosphora*, *Hydatina* und *Asplanchna.*

Die Wimpern setzen sich 3,5—4,2 μ ins Plasma fort, wo sie mit einem Basalkorn endigen (Abb. 36, 38). Wie es namentlich Martini und Nachtwey schon ausgeführt haben, ist die Reihe dieser Basalkörner so dicht, daß sie als einheitliche Linie erscheint. Das ist namentlich bei *S. tav.* und *S. triophth.* der Fall (Abb. 7, 8, 9, 11). Die Wimpern selbst sind äußerst feine, schlanke Härchen von etwa 25 μ Länge. Sie stehen dicht nebeneinander und sind in dauernder Bewegung. Läßt man Cocain oder Holzessigdämpfe einwirken, so stellen sie ihr Schlagen allmählich ein, jedoch nicht gleichzeitig, sondern dieser oder jener Wimperbezirk schlägt viel länger als andere. Das kann man namentlich bei der Anwendung von Holzessigdämpfen feststellen, da man die Einwirkungsdauer gut regulieren kann. In der Art, wie die Bewegung aufgehört hat, beginnt sie auch wieder, wenn man nicht zu lange betäubt hat.

Gerade dieses merkwürdige Verhalten läßt darauf schließen, daß die Wimperkranzmatrix innerviert ist, wenigstens zum Teil. Und tatsächlich habe ich bei *S. grimp.* je einen Nerven gefunden, der vom Gehirn über das auf dem Mastax liegende Epipharynxganglion zu den

ventralen Syncytien zieht (Abb. 36). Eine Innervierung der dorsalen Matrix und Aurikelmatrix habe ich nicht sicher festgestelt. MARTINI hat nur eine Innervierung des Trochus bei *Hydatina* nachgewiesen,

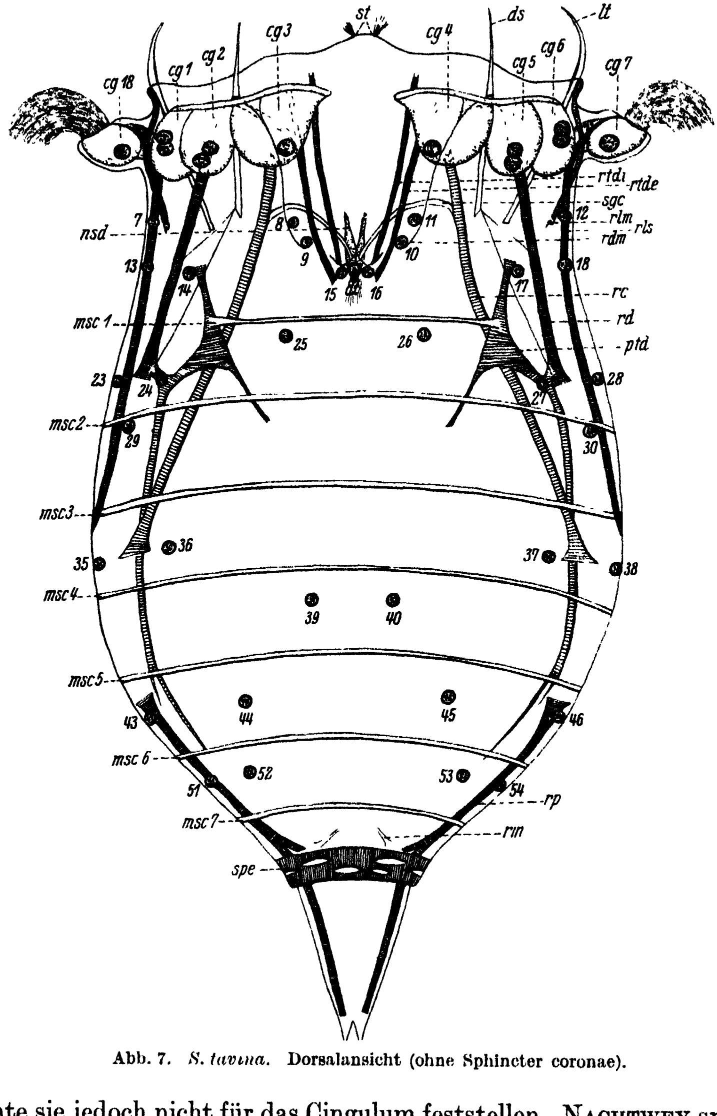


Abb. 7. *S. tavina.* Dorsalansicht (ohne Sphincter coronae).

konnte sie jedoch nicht für das Cingulum feststellen. NACHTWEY spricht sich gegen eine Innervierung der Wimperkranzmatrix bei *Asplanchna* aus. Er findet jedoch einen kleinen Nerv, der mit einer Ganglienzelle am dorsalen Syncytium der Matrix endet.

Es bleibt noch die Frage zu behandeln, ob die Matrixwülste mehrkernige Zellen oder Syncytien sind. MARTINI bezeichnet merkwürdigerweise bei *Hydatina* die einzelnen, beutelförmigen, mehrkernigen Partien der Matrix als »Zellen« und scheint anzunehmen, »daß diese mehrkernigen ‚Zellen' durch Kernvermehrung ohne Teilung des Cytoplasmas entstanden sind« (NACHTWEY). Dagegen faßt NACHTWEY die Wimperpolster von *Asplanchna* als echte Syncytien auf. Er schreibt: »Dabei stellt keineswegs der einzelne Wulst ein in sich abgeschlossenes Syncytium dar, vielmehr ist mir der Nachweis gelungen, daß die dorsal gelegenen vier Partien, welche je drei Kerne enthalten, in direkter cytoplasmatischer Confluenz stehen ... und so ein einheitliches zwölfkerniges Syncytium bilden.« In der ganzen Embryonalentwicklung fand er keine einzige Kernteilung auf, die nicht von einer Teilung der Cytoplasten begleitet war. Eine mehrkernige Einzelzelle konnte er ebenfalls nicht beobachten. Wohl aber traten in der Genese ausgedehnte, syncytiale Verschmelzungen auf. So schließt er daraus, daß auch bei *Hydatina* die Matrix des Cingulums sicherlich aus Syncytien besteht.

Für die Synchäten schließe ich mich der Ansicht NACHTWEYS an. Wie bei *Asplanchna* die vier dorsalen Wimperpolster, so bilden die dorsal und lateral gelegenen vier Partien *cg* 1, 2, 3 und 6 bei *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. triophth.*, die ebenfalls durch Plasmabrücken miteinander verbunden sind, ein einheitliches Syncytium mit 16 Kernen bei *S. grimp.* und *S. balt.* und mit 22 Kernen bei *S. triophth.*

Bei *S. tav.* konnte ich mangels geeigneten Schnittmaterials nicht genau feststellen, ob je drei zusammenliegende »Zellen« in plasmatischem Zusammenhang stehen. Ich nehme es aber an, da die Wimper- und Basalkörnerreihe ganz einheitlich ist. Deshalb habe ich auch das Wort »Zelle« immer in Anführungsstriche gesetzt und damit eigentlich nur die Form dieser Gebilde gemeint. Zweifellos sind die zweikernigen »Zellen« *cg* 1, 2, 5, 6, 10, 12, 13 und 15 aber Syncytien.

Dann möchte ich noch eine interessante Tatsache erwähnen, die darauf hindeutet, daß wirklich die Tendenz nach Syncytienbildung in der Matrix von *S. tav.* besteht. Ich sah nämlich bei einem Tier (miktisches Weibchen?) die dorsale Matrix, wie sie Abb. 13 zeigt. *cg* 3 und 4 waren in der Mitte zu einem nach unten spitz auslaufenden Syncytium verschmolzen, die Kerne *cn* 5 und 6 lagen nebeneinander. Ebenfalls sah man oben zwischen allen Syncytien deutlich den plasmatischen Zusammenhang.

Wie schon am Eingang dieses Kapitels gesagt wurde, besteht das Räderorgan der Synchäten aus dem Circumapicalband und dem ventralen Rand des Buccalfeldes. Vom übrigen Buccalfeld blieben nur die den Mund überdachenden Borsten und die als Sinnesborsten funktionierenden Mundtaster. Sie haben beide ihre frühere Beweglichkeit

vollkommen verloren. So läßt sich die von DE BEAUCHAMP aufgestellte Reihe *Notommata*, *Eosphora*, *Triphylus*, *Dinops*, *Asplanchnopus*, *Asplanchna* noch auf *Synchaeta* ausdehnen.

c) Klebdrüsen.

Von den Klebdrüsen der Gattung *Synchaeta* ist bisher kaum mehr als ihre Existenz und ihre Zahl bekannt. Bei *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. tav.* sind je zwei Klebdrüsen im Fuß vorhanden, bei *S. triophth.* ist die linke reduziert (Abb. 2, 4—6, 8, 9, 11, 44—46, *k*). Sie besitzen eine kolbenförmige Gestalt und sind am vorderen Ende abgerundet. Nur bei *S. tav.* läuft das Plasma in einen feinen Strang aus, der am Intestinum befestigt ist. Sie sind bei den vier Synchäten verschieden groß, aber nicht der Größe der Tiere entsprechend. So besitzt die große *S. balt.* ein paar Klebdrüsen, die nur 38—46 μ lang sind und damit etwa dieselbe Länge haben wie bei der kleinen *S. tav.* Bei *S. grimp.* sind sie 95 μ lang, bei *S. triophth* 50—77 μ. Etwa in der Mitte verengen sich die Drüsen bei allen vier Synchäten auf je 3—6 μ, um von da ab sich wieder ein wenig zu erweitern und in die beiden Zehen — bei *S. triophth.* in die eine Zehe — auszulaufen. Die Öffnung am äußersten Ende der Zehen ist 1—1,4 μ groß. Die Zehenspitzen liegen bei *S. grimp.* und *S. tav.* 8 μ auseinander, bei *S. balt.* 15—18 μ. Die aus den beiden Öffnungen austretenden Fäden wickeln sich aber zu einem Faden auf, da die Tiere sich um ihre Längsachse drehen.

Die hinteren Hälften der Klebdrüsen sind als blasenartige Reservoire ausgebildet, die durch Längsscheidewände in drei Röhren geteilt sind. Bei *S. balt.* konnte ich sie zwar nicht genau beobachten, aber sehr wahrscheinlich sind auch hier je drei vorhanden. Die Röhren untereinander sind nicht gleich lang. Meistens ist eine etwas länger oder kürzer als die beiden anderen. Sie messen bei *S. grimp.* 42—46 : 3,5 μ, bei *S. balt.* 21—25 : 3,5 μ, bei *S. tav.* 14—18 : 4 μ und bei *S. triophth.* 38—42 : 6 μ. Wie der Querschnitt durch den unteren Teil des Fußes von *S. grimp.* (Abb. 16) zeigt, liegen die Röhren eng zusammen, bedingen so gegenseitig ihre Form. Ebenso verhalten sich *S. balt.* und *S. tav.*, nur *S. triophth.* weist an der äußeren Wandung reichlicher Protoplasma auf. Es ist wie auch das Plasma im oberen Teil der Drüsen dicht und fein gekörnelt. Die Ausdehnung dieses oberen Teiles einer Drüse beträgt bei *S. grimpei* 13 : 42 μ, bei *S. baltica* 7—11 : 14—18 μ, bei *S. tav.* 8 : 14 μ und bei *S. triophth.* 11 : 20—28 μ. Hier, im oberen Teil, liegen auch die Kerne. Es sind bei *S. grimp.* und *S. triophth.* in jeder Drüse sechs, bei *S. balt.* und *S. tav.* fünf. Sie sind bei *S. grimp.*

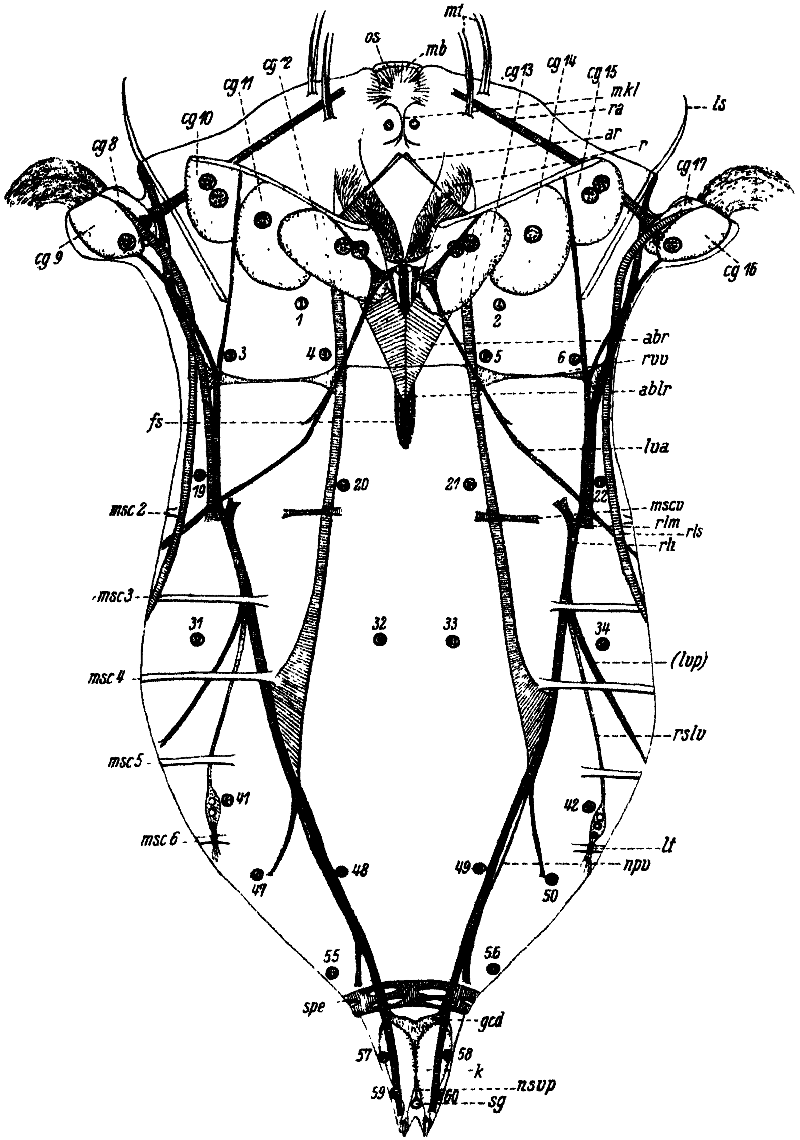


Abb. 8. *S. tav.* Ventralansicht (ohne Sphincter coronae).

leicht oval und messen 2,8 μ. An der Wandung befinden sich chromatische Partikel. Der 1,4 μ große Nucleolus ist etwas an die Seite gerückt. Bei *S. balt.* beträgt der Durchmesser der Kerne 1,8 μ, bei *S. tav.* 1,8 bis 3,5 μ (Nucleolus 1—1,4 μ) und bei *S. triophth.* ebenfalls 1,8 μ (Nucleolus

1 μ). Man bemerkt häufig, daß die Kerne in einem Paar Drüsen symmetrisch zueinander liegen.

Wie schon oben bemerkt, sind die Klebdrüsen von *S. tav.* an je einem Strang aufgehängt, der ans Intestinum geht. Außerdem dienen sicherlich zwei Nerven, welche vom ventralen Hauptnerven ans Caudalganglion gehen, mit zur Festigung, da das Caudalganglion wiederum eng mit den Klebdrüsen verbunden ist. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *S. balt.* Jedoch inserieren hier die Aufhängebänder nicht am Intestinum, sondern dorsal am fünften Ringmuskel. Außer dem Caudalganglionnerven sieht man dann noch nach den Seiten je einen Nerv nach dem dorsalen Fußretractor abgehen. Bei *S. grimp.* bemerkt man nur die beiden Caudalganglionnerven, in dem langgestreckten Fuß ist ja auch keine besondere Aufhängung nötig. Wie die Verhältnisse in dieser Beziehung bei *S. triophth.* liegen, kann ich nicht genau sagen. Wahrscheinlich ist auch kein besonderes Aufhängeband vorhanden.

Die Secrete werden wahrscheinlich durch ein außen aufliegendes, sehr feines Muskelnetz herausgedrückt, das offenbar eine eigene Struktur bildet. Ein Diaphragma, das bei anderen Rädertieren (vgl. DE BEAUCHAMP 1909) eine Muscularis für die Klebdrüsen liefert, fehlt nämlich bei *Synchaeta* vollkommen. Bei *S. grimp.* sah ich auch drei Kerne an der Außenwandung der Drüsen, zwei ventrolateral und einen in der Mitte dorsal, ziemlich am vorderen Ende (Abb. 15), die ich als Muskelkerne ansprechen möchte.

d) Retrocerebralorgan.

Die Existenz eines Retrocerebralorgans in der Gattung *Synchaeta* wurde erst 1909 von DE BEAUCHAMP nachgewiesen. Er fand bei *S. oblongata* durch Vitalfärbung mit Neutralrot oder Brillantcresylblau einen Retrocerebralsack, jedoch keine Subcerebraldrusen. Die beiden Ausfuhrgange des Sackes münden hinter den beiden Wimperbuscheln am Scheitel (= Stirntaster). Über Kerne, Kernzahl usw. bringt DE BEAUCHAMP keine Angaben.

Bei unseren Synchäten ist das Retrocerebralorgan ebenfalls auf den Retrocerebralsack und seine Ausführgänge reduziert. Wahrscheinlich fehlen bei *S. tav.* auch die Ausführgänge, denn ich habe nie die beiden vom Auge aus divergierenden roten Körnchenstraßen nach dem Apicalfeld ziehen sehen, wie es bei den drei anderen Synchäten der Fall ist. Der Retrocerebralsack liegt unten in der Mitte der Dorsalseite des Gehirns beim Auge. Bei *S. tav.* erkennt man beim mit Alauncarmin gefärbten Tier unter den beiden Augenflecken einen 2,5 μ großen Kern, der dem Sack sicherlich angehört. Sonst sieht man, wie auch bei den anderen Synchäten, beim lebenden Tier in der Nähe der Augenflecken

rote bis violette Pigmentkörner, die den Sack ausfüllen. Bei *S. balt.* ist in den Ausführgängen bisweilen Pigment vorhanden, jedoch sehr

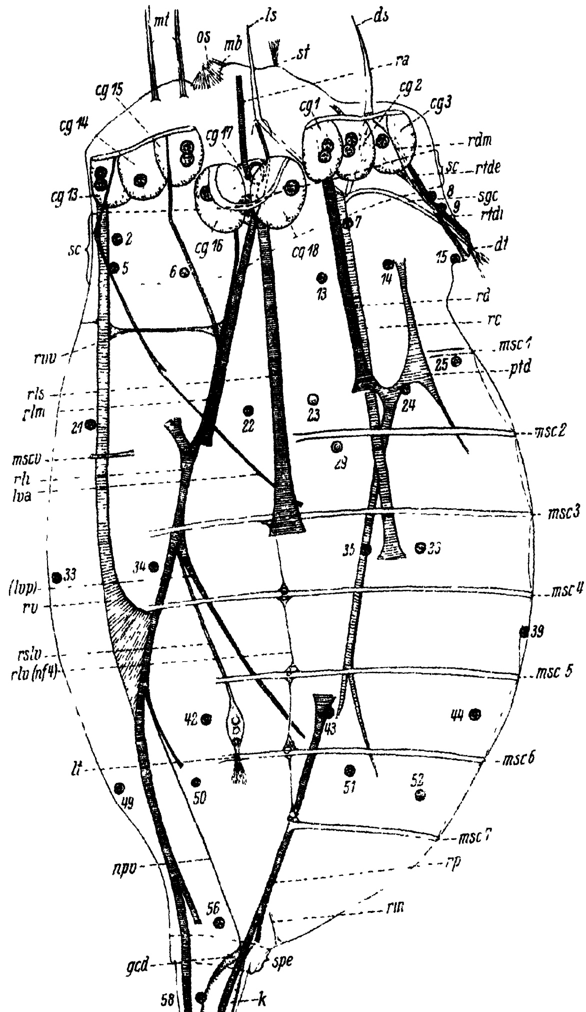


Abb 9. *S. tar.* Seitenansicht.

selten. Der Retrocerebralsack ist nicht ins Gehirn eingesenkt wie bei *S. grimp.* (siehe unten), sondern hängt ihm unten eng an. Zwei kleinere und ein größerer ovaler Kern liegen dicht zusammengedrängt darin

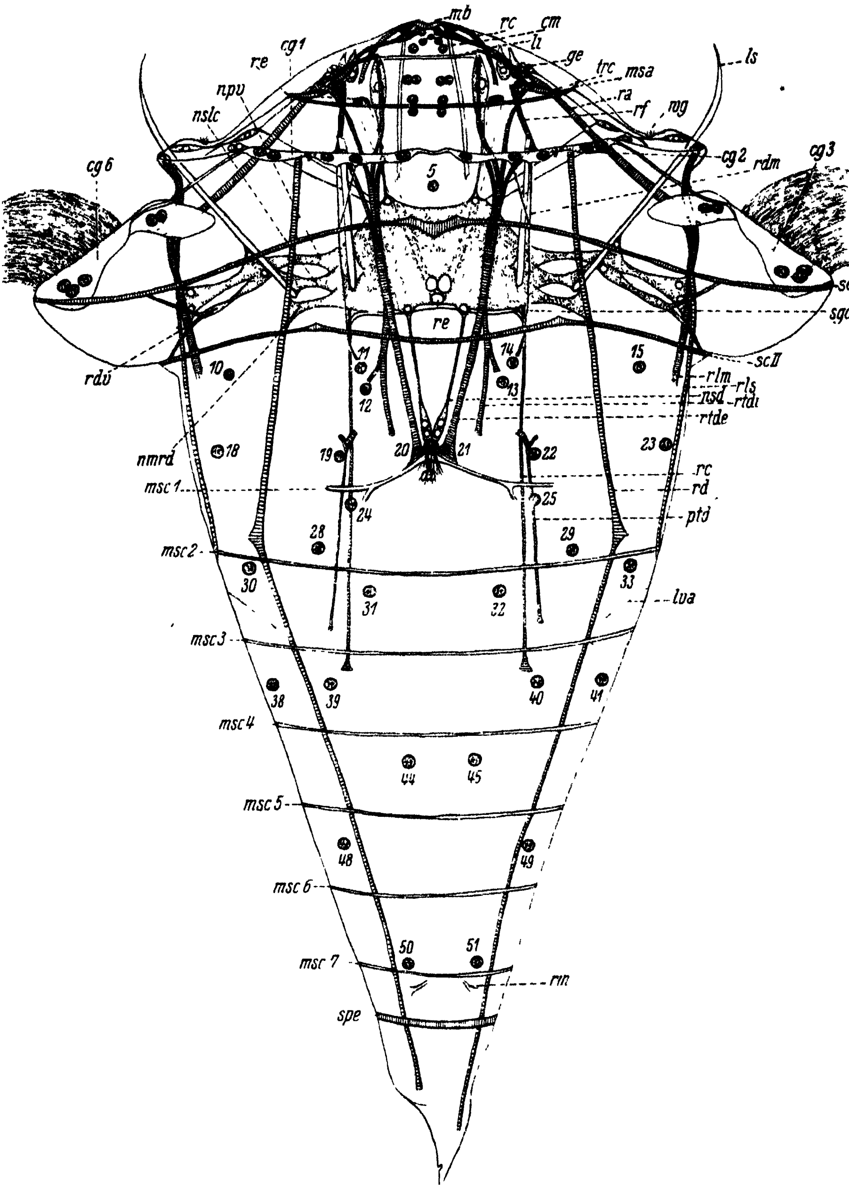


Abb. 10. *S. triophthalma*. Dorsalansicht.

(Abb. 62, *re*). Sie besitzen einen kleinen Nucleolus und messen 1,3 bzw. 2,5 μ. *S. grimpei* weist mitunter rotes Pigment in den Gängen auf. Vor den Augen, die sich mitten im unteren Teil des Gehirns be-

finden, liegt der Retrocerebralsack eingebettet (Abb. 34, 35, *re*). Ähnlich wie bei *S. balt.* sind auch hier drei Kerne vorhanden: zwei kleinere ohne Nucleolus und ein größerer mit kleinem Nucleolus. Bei *S. triophth.* (Abb. 10, *re*) sind fast stets die Ausführgänge des Retrocerebralsackes mit rotem bis violettem Pigment angefüllt. Bisweilen liegt das Pigment auch nur in dem oberen Teil der Gänge. Sie sind, vom Auge aus gemessen, 42 μ lang und an der Mündung, die am Kopfringmuskel liegt, 7 μ breit. Die beiden Öffnungen sind 24—28 μ voneinander entfernt. Dem Retrocerebralsack gehört ein ovaler Kern an, der unter dem Auge liegt und eine Größe von 2,8 : 4,2 μ hat. Schnittpräparate habe ich daraufhin nicht untersucht; es werden also wohl noch weitere Kerne vorhanden sein.

Fragt man nach der Entstehung dieses Organs, so möchte ich mich der Ansicht DE BEAUCHAMPS anschließen, daß es sich aus einem Klebapparat des Kopfes entwickelt hat. Es ist von *S. triophth.* über *S. grimp.* und *S. balt.* nach *S. tav.* hin immer weiter reduziert worden. Die Funktion ist nicht eindeutig festzulegen. Am meisten spricht für sich die eine Annahme DE BEAUCHAMPS, daß es als Hilfsorgan für den Augenfleck durch Bildung einer Tapetumschicht dient. Eine Aufklärung würde vielleicht die Untersuchung von Synchäten, am besten wohl *S. triophth.*, ergeben, die abwechselnd längere Zeit im Dunkeln und im Licht gehalten worden sind.

e) Verdauungskanal und seine Muskulatur.

1. Mund.

Die Mundöffnung liegt auf der ventralen Hälfte des Apicalfeldes und ist von schildförmiger Gestalt. Da sie bei allen Synchäten fast gleich gebaut ist und ich sie bei *S. triophth.* besonders gut von oben gesehen habe, beschreibe ich sie nur für diese Art (Abb. 11, 12). Sie ist von einer ventralwärts offenen halbkreisförmigen Falte umgeben, die aus einem Syncytium besteht, welches sich wahrscheinlich aus sechs Zellen zusammensetzt. In Plasma wurzeln starre Borsten (*mb*), die man noch 5 μ hinein verfolgen kann. Sie ragen 14 μ daraus hervor und überdachen kuppelförmig die Mundöffnung. Kerne habe ich im Plasma, wahrscheinlich wegen der Borstenwurzeln, nicht gesehen. Auf der Ventralseite wird der Mund durch zwei 15 μ lange Klappen (*mkl*) abgeschlossen, an denen je ein Kern liegt. Da diese Klappen unten durch Spangen (*rs*) mit den Rami verbunden sind, so werden sie zweifellos beim Öffnen der Rami ebenfalls geöffnet. Bei geschlossenen Klappen mißt die Mundöffnung im Durchschnitt 11—15 μ; öffnen sich die Klap-

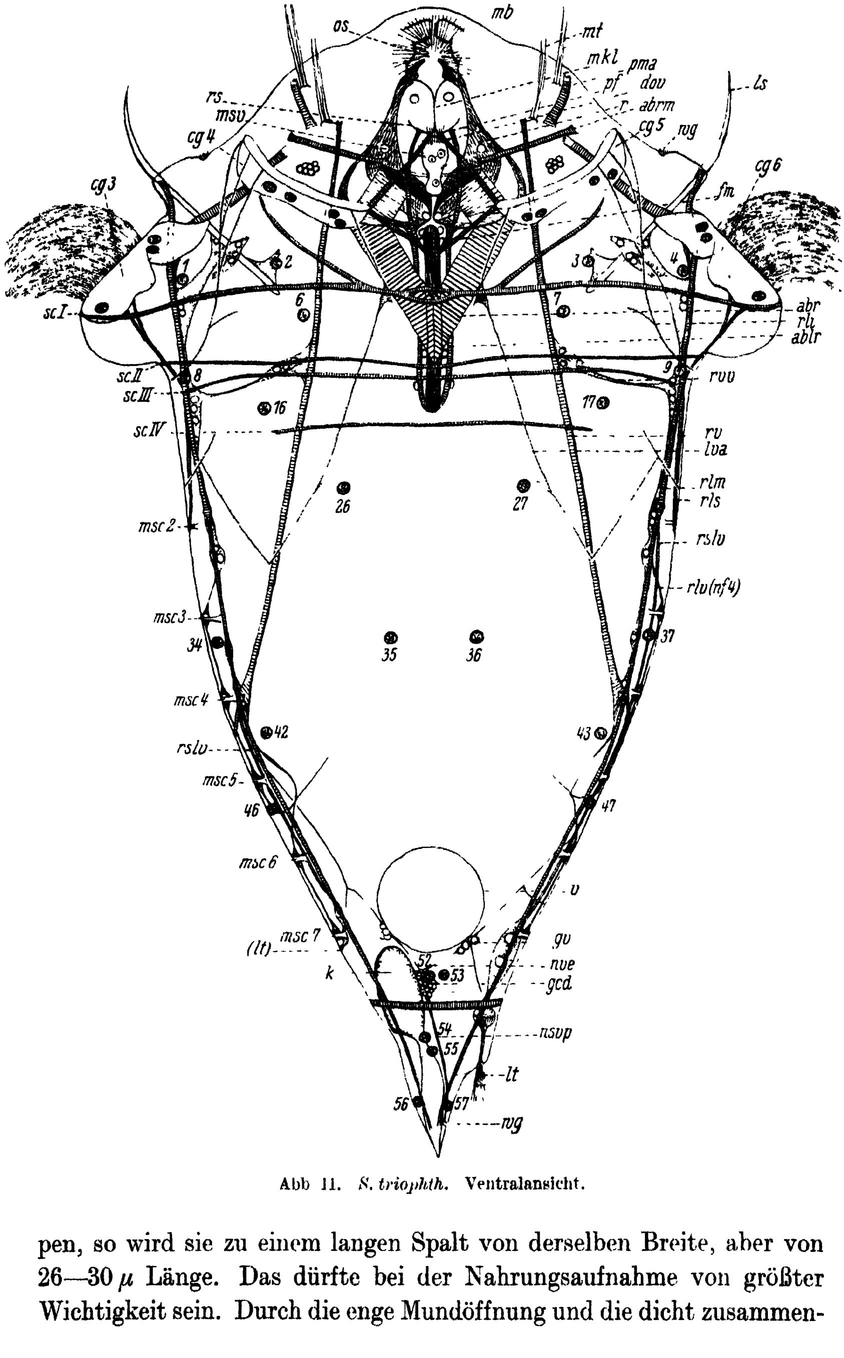


Abb 11. *S. triophth.* Ventralansicht.

pen, so wird sie zu einem langen Spalt von derselben Breite, aber von 26—30 μ Länge. Das dürfte bei der Nahrungsaufnahme von größter Wichtigkeit sein. Durch die enge Mundöffnung und die dicht zusammen-

stehenden Borsten können nur die kleinsten Nahrungspartikel hindurchkommen. Bei geöffneten Klappen ist es aber möglich, daß auch größere Teile, wie Diatomeen, Algen, Ciliaten, Flagellaten und kleine Rädertiere aufgenommen werden. Bei *S. tav.* sah ich unter der verschluckten Nahrung Navicula und bei *S. baltica* einige Tintinnen.

An die Mundklappen schließt sich nach ventral ein Syncytium an, das direkt unter dem Integument liegt und das bei verschiedenen Tieren derselben Art ein verschiedenes eigenartiges Aussehen hat (Abb. 11, 17, *msv*). Es ist 11—14 μ lang, an der breitesten Stelle 6 μ breit und

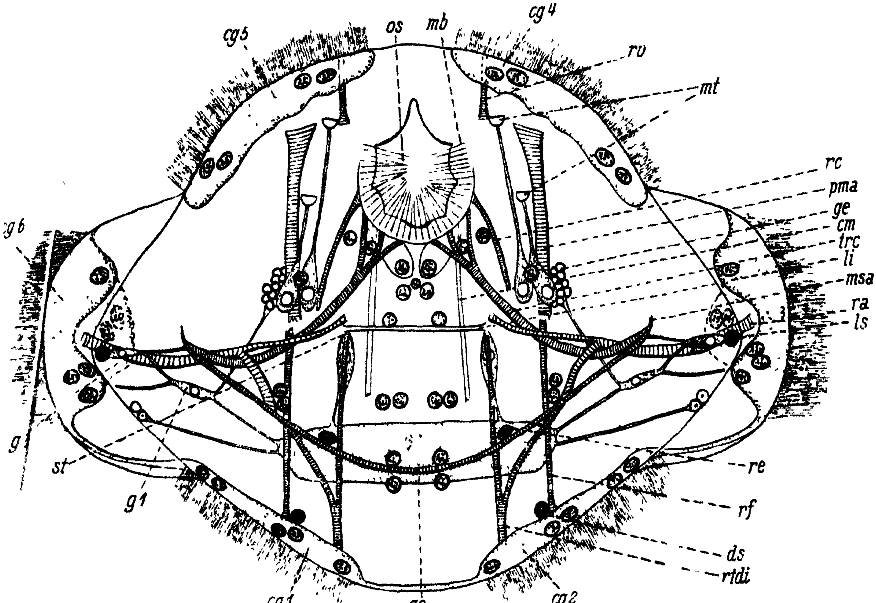


Abb. 12 *S. triophth.* Ansicht von oben.

in der Nähe der Klappen mit borstenartigen Wimpern besetzt. Drei 2 μ große runde Kerne liegen darin, die etwas chromatische Substanz an der Wandung und einen kleinen Nucleolus in der Mitte besitzen. Bei den anderen drei Synchäten sah ich dieses Syncytium nicht.

Dann sei noch die Spezialmuskulatur des Mundes erwähnt. Besonders bei *S. triophth.* ist sie gut ausgebildet (Abb. 11). Ein Muskelpaar inseriert am oberen Teil des Fulcrums und zieht bis zu den Mundklappen: der M. protractor fulcri (*pf*). Er ist 25 μ lang. Direkt an den Mundklappen setzt ein 14 μ langer Muskel an und geht zu den medianen Enden der ventralen Matrix *cg* 4 und 5: der M. dilatator oris ventralis (*dov*). Von *cg* 4 und 5 aus zieht wiederum ein 21 μ langes Muskelpaar in

konvergierendem Sinne ans Fulcrum und inseriert neben dem M. protractor fulcri: der M. fulcro-matricis (*fm*). An der Insertionsstelle von *pf* und *fm* zu beiden Seiten des Fulcrums befindet sich je ein Kern. Am oberen Fulcrumende liegt noch ein Paar. Die genannten drei Muskelpaare sind alle drei quergestreift und nur je 1 μ breit. Kontrahieren sie

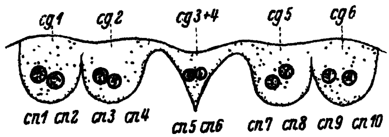


Abb. 13.

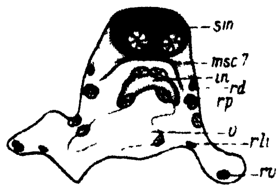


Abb 14

Abb. 13. *S. tav.* Dorsale Wimperkranzmatrix als ein Syncytium.

Abb. 14. *S. grimp.* Querschnitt durch den unteren Rumpf auf der Höhe der Harnblase und des zweikernigen Syncytiums unbekannter Funktion.

sich, so wird die Mundöffnung erweitert und gleichzeitig das Fulcrum mit den Rami nach ventral und oben gezogen. Bei den anderen Synchäten ist diese Muskulatur sehr vereinfacht. *S. grimp.* weist nur den M. protractor fulcri auf, der nicht ganz bis an die Mundklappen reicht (Abb. 2, *pf*). Je ein Kern liegt ebenfalls beiderseits an der Insertionsstelle am Fulcrum. Das obere Paar Kerne fehlt. Außer dem Protractor

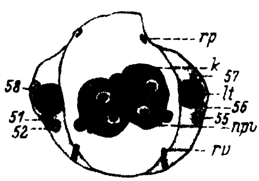


Abb. 15. *S. grimp.* Querschnitt durch den Fuß auf der Höhe seines Ansatzes am Rumpf

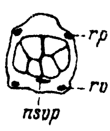


Abb. 16. *S. grimp.* Querschnitt durch den unteren Fuß, Reservoire der Klebdrüsen.

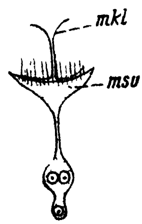


Abb 17. *S. triophth.* Syncytium ventral von den Mundklappen

geht eine Abzweigung des Hauptventralretractors bis an das ventrale Mundfeld. *S. balt.* hat außer dieser Abzweigung nur den M. fulcromatricis, der am oberen Fulcrumende ansetzt, entwickelt (Abb. 5, *fm*). Das bei *S. triophth.* und *S. grimp.* genannte untere Paar Kerne am Fulcrum ist ebenfalls vorhanden. Die Kerne sind oval und messen 1,4 : 2,8 μ. Bei *S. tav.* sind keine besonderen Muskeln ausgebildet. Jedoch ein paar Kerne am oberen Fulcrumende habe ich gesehen.

2. Kauapparat (Trophi).

Ein besonderes Schlundrohr fehlt den Synchäten. Die Beute gelangt gleich in den Mastax oder Pharynx. In ihm liegt der Kauapparat, der dem virgaten Typ angehört.

ROUSSELET hat in seiner Synchätenmonographie zwei Typen von Kauapparaten angegeben: den Pectinata- und den Tremulatypus. Beim ersteren sitzen an den dünnen dreieckigen Unci keine Zähne, beim letzteren sechs bis sieben Zähne. Betrachten wir daraufhin die Trophi unserer vier Synchäten, so müssen wir sie, wie die der meisten Synchäten, dem Tremulatypus einreihen. Die Zahl der Zähne stimmt allerdings nicht überein. 1907 beschreibt ZELINKA sehr eingehend die Hartteile des Mastax von *S. atlantica*. Sie galten bisher als ein alleinstehender, abweichender Typ. Nunmehr ergibt sich aber, daß auch andere *Synchaeta*-Arten ihm im Bau viel verwandter sind, als bis jetzt angenommen wurde. Über die Muskeln und ihr Arbeiten sagt ZELINKA nicht mehr als die vorhergehenden Autoren. Erst DE BEAUCHAMP beschreibt an Schnitten von *S. pectinata* den Mastax mit seinen Hartteilen und Muskeln und seiner Funktion genauer und stellt ihn mit Recht zum virgaten Typ.

Der Kauapparat besteht aus einer in Kalilauge und JAVELLEscher Lösung unlöslichen, chitinartigen Masse. Auf Schnittpräparaten färbt er sich bei ganz kurzer Lichtgrünnachfärbung grün. Incus, bestehend aus Fulcrum und Rami, und Malleus, bestehend aus Uncus und Manubrium, sind gut ausgebildet. Bemerkenswert sind die flügelförmigen Anhänge der Rami und Manubria, die den oberen Teil des Mastax kapselförmig einschließen, namentlich bei *S. grimp.* und *S. balt.*, und von äußerst zarter Beschaffenheit sind.

Die Formen der Trophi zeigen Abb. 18—24. Die einzelnen Elemente legen sich der rundlichen Wandung des Mastaxlumens stützend an, sind zum Teil sogar mit ihr verschmolzen, so daß der Kauapparat, als Ganzes genommen, ein ovoides Aussehen erhält. Aus der oberen ventralen Hälfte des Mastax haben sich zwei symmetrische Platten gebildet, die Rami. Von ihrer Berührungsstelle aus ragt das lange Fulcrum als Stab nach unten bis in die Mastaxspitze hinein. Es bildet mit den Rami einen stumpfen Winkel. Vorn sitzen an den Rami die mit Zähnen bewaffneten Unci gewissermaßen als Dach über dem Ganzen. Man kann sie durch die Mundöffnung erkennen. Von den Seiten der Unci gehen nach dorsal die umgekehrt wie der Incus gekrümmten Manubria. Etwa in der Mitte des Mastax liegen sie am weitesten auseinander, um sich nach den beiden Enden zu wieder zu nähern. Bei *S. grimp.* legen sich die unteren Enden beim betäubten oder fixierten Tier sogar übereinander, und zwar immer das linke über das rechte. Wie schon oben gesagt, sind die Unci mit den Rami direkt verbunden. Zwischen den Berührungsstellen der Unci mit den Manubria und der Rami mit dem

Fulcrum müssen sich zarte Gelenkhäute befinden, da die Teile zunächst aneinander haften, aber beim Drücken und Verschieben des Deckglases leicht auseinanderfallen. Die alte Bezeichnung »Malleus« für Unci + Manubria ist für *Synchaeta* eigentlich nicht gerechtfertigt, da die Unci mit den Rami vielmehr zusammenhängen als mit den Manubria. Die Manubria stehen isoliert.

Dasselbe hat schon ZELINKA für *S. atlantica* festgestellt. Er schreibt: »Das Kaugerust der *S. atlantica* besteht also . . . aus zwei Teilen, den beiden Manubrien mit ihren vier flugelartigen Platten und aus einer einheitlichen Membranpartie, welche die Unci und das gesamte Incusgebiet, als Rami und Fulcrum, umfaßt. Bei unserer *Synchaeta* ist daher das Malleusgebiet zerrissen, indem die Unci mit dem Incusgebiet zusammenhangen, außerdem sind die Rami nicht als selbständige Gebilde entwickelt.«

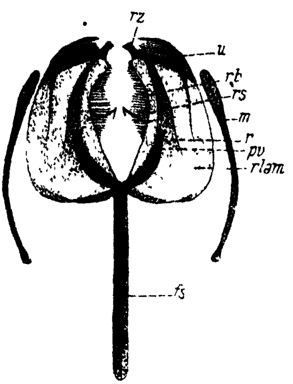


Abb. 18 Trophi von *S. grimp.* von ventral

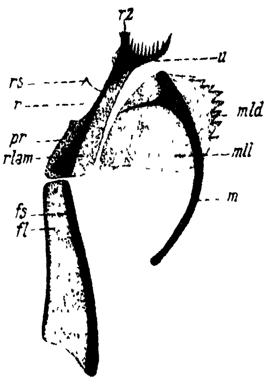


Abb. 19. Trophi von *S. grimp* von der Seite.

Das Fulcrum ist am kräftigsten ausgebildet, da es als Stützpunkt der wichtigsten Mastaxmuskeln dient. Es stellt bei *S. grimp.* einen, von dorsal oder ventral gesehen, ganz geraden, von der Seite gesehen, leicht gebogenen Stab von 63–68 μ Länge dar (*fs*). Bei den anderen Synchäten ist es, auch seitlich gesehen, gerade und mißt bei *S. balt.* 91—98 μ, bei *S. tav.* 35–42 μ und bei *S. triophth.* 42–53 μ. Die Breite beträgt bei *S. grimp.* und *S. triophth.* 3,5 μ, bei *S. balt.* 5 μ und bei *S. tav.* 1,5 μ. Die Größe entspricht also der Größe der Tiere. Auf der Ventralseite bemerkt man eine dünne Lamelle, die ganz feine Längsstreifen aufweist (*fl*), bei *S. grimp.* besitzt diese Lamelle noch eine verstärkte Leiste am Außenrand. Fulcrumstab plus Lamelle messen bei *S. grimp.*, von der Seite gesehen, oben 11 μ — nach unten zu verbreitet sich die Lamelle auf das Doppelte — bei *S. balt.* 7—11 μ, bei *S. tav.* und *S. triophth.* 7 μ.

Auf dem Fulcrum sitzen gelenkartig die Rami, die sehr lamellös

sind. Allerdings so verschwindend gering, wie es ZELINKA bei *S. atlantica* angibt, sind sie nicht ausgebildet. Man kann sie sehr gut erkennen (*r*). Sie besitzen große flügelförmige Anhänge (*rlam*), die nicht nach den Seiten gerade abstehen, wie man es aus den Abbildungen annehmen könnte, sondern sich der konkaven Lumenwandung ventral und ventrolateral anlegen. Bei *S. triophth.* haben diese Anhänge eine besondere Gestalt. Es sind nicht geschlossene Lamellen, wie bei den anderen drei Synchäten, sondern, wie Abb. 23, 24 zeigen, schmale Bänder.

Die Ramuszange ist an der breitesten Stelle bei *S. grimp.* und *S. balt.* etwa 15 μ, bei *S. tav.* 10 μ und bei *S. triophth.* 7 μ breit. Die Länge beträgt bei *S. grimp.* 45—53 μ, bei *S. balt.* 56 μ, bei *S. tav.* 29—35 μ und

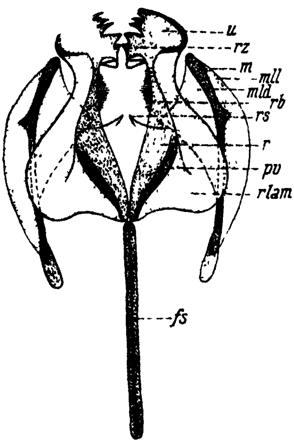


Abb 20. Trophi von *S. balt.* von ventral.

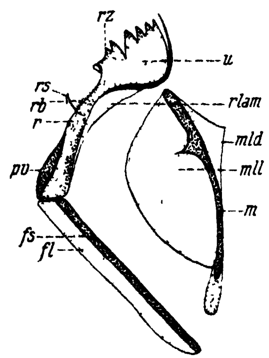


Abb 21 Trophi von *S. balt.* von der Seite.

bei *S. triophth.* 32 μ. Als größte Breite der Ramusflügel kann man bei *S. grimp.* und *S. balt.* etwa 14 μ und bei *S. tav.* 7 μ messen.

In der Ramuszange bemerkt man bei *S. grimp.* und *S. balt.* zahlreiche starre Borsten, bei *S. tav.* und *S. triophth.* eine tief ausgezackte Lamelle (*rb*). Außerdem sieht man die schon beim Mund erwähnten Ramusspangen (*rs*), die an die Mundklappen greifen. Sie sind am Ramus durch zarte Bänder befestigt und lösen sich sehr leicht ab. Die Ramusborsten haben vielleicht den Zweck, daß bei geöffneten Mundklappen nicht allzu große Nahrungsteile aufgenommen werden können; die Mundborsten standen ja weiter nach dorsal! Der Ramus ist versteift durch einen auf der Ventralseite gelegenen leistenartigen Vorsprung, der unten bei der Berührungsstelle der beiden Rami beginnt und sich nach der Mitte zu verliert (Processus ventralis rami, *pv*). An ihm inseriert ein Kaumuskel (siehe unten).

Die Rami gehen ohne weiteres in die Unci (*u*) über. Diese liegen nicht in derselben Ebene, sondern im rechten Winkel dazu. Auch sie sind von lamellöser Beschaffenheit. Ihre Grundform ist etwa die eines Dreiecks oder Halbkreises. Außen sind sie von einer halbkreisförmigen, 2—3 μ dicken Verstärkungsleiste umgeben, die dorsal in eine Spitze ausläuft und ventral in die Rami übergeht. Von den Zähnen weist namentlich der erste ventrale Zahn (*rz*), wie die Abbildungen zeigen, eine ganz charakteristische Form auf. Er gehört allerdings nicht zum Uncus, sondern zum Ramus, sitzt aber mit den Uncuszähnen in einer Reihe und wird deshalb hier besprochen. Er besitzt bei *S. grimp.* vorn keine einheitliche Spitze, sondern läuft in fünf winzige Zacken aus.

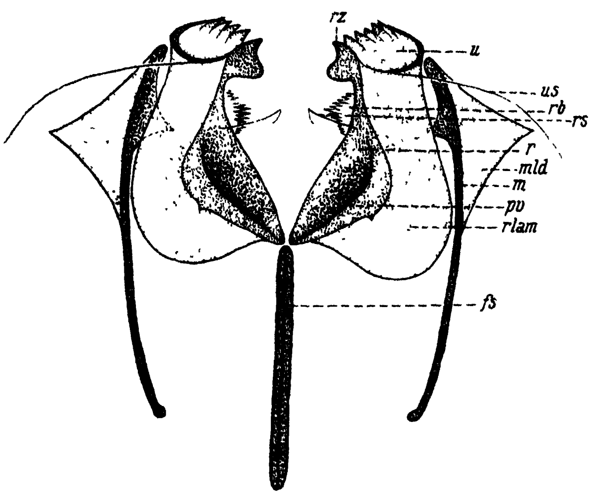


Abb 22. Trophi von *S. tar.* von ventral; stärker vergrößert als die übrigen Trophi.

Nach einer mir mitgeteilten Beobachtung REMANES ist er aufrichtbar, wahrscheinlich durch Zug der Ramilamellen oder der Manubria. Im übrigen sind bei *S. grimp.* keine eigentlichen Zähne ausgebildet, sondern stachel- oder borstenartige Gebilde, von denen neun bis elf vorhanden sind. Eine Verstärkungsleiste geht von den Unci direkt auf die Ramianhänge über.

Bei *S. balt.* besitzt der Uncus links fünf und rechts vier Zähne, die alternierend stehen. Bisweilen ist auch rechts ein fünfter Zahn ausgebildet, der jedoch vollkommen verkümmert ist. LEVANDER gibt »jederseits fünf spitze Chitinzähne« an. ROUSSELET nennt dieselbe Zahl. Von diesen Zähnen ist der erste ventrale am stärksten ausgebildet. Er ist am Grunde 4 μ breit. Durch eine Lücke ist er von den übrigen drei

bzw. vier Zähnen, die unten 2—3,5 μ messen, getrennt. Die Zahl der Uncuszähne von *S. tav.* und *S. triophth.* stimmt mit der von *S. balt.* überein. ROUSSELET gibt für *S. tav.* vier bis fünf Zähne an. Sie sind etwa 2 μ breit und bei *S. tav.* 3,5 μ, bei *S. triophth.* 7 μ lang. Der Ramuszahn (*rz*) hat wiederum eine besondere Ausbildung. Bei beiden Tieren sitzt am Uncus, und zwar ventral an der Verstärkungsleiste, eine lange, äußerst feine Spange (*us*) — bei *S. triophth.* mißt sie 32 μ —, die lateral an der Mastaxwandung liegt. Außerdem bemerkt man bei *S. triophth.* an der Verstärkungsleiste eine gelenkartige Vertiefung für den Ansatz des Manubriums. Die Manubria (*m*) sind etwas länger als die Fulcra und kräftig entwickelt, da ebenfalls wichtige Muskeln an ihnen ansetzen,

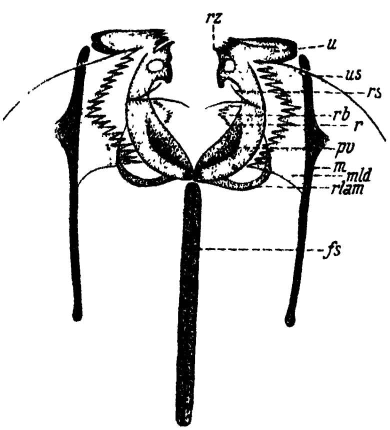


Abb. 23. Trophi von *S. triophth.* von ventral.

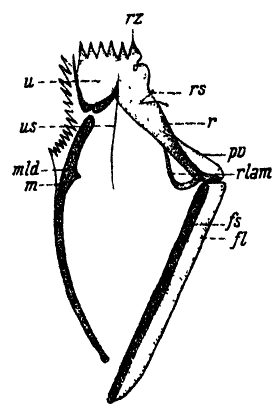


Abb. 24. Trophi von *S. triophth.* von der Seite.

und zwar die Antagonisten des einen am Fulcrum inserierenden Muskelpaares. Sie sind stabförmig und nach der Dorsalseite konkav gebogen. Die untere Hälfte liegt vor der Mastaxwandung, in Muskeln eingebettet, die obere Hälfte geht mit den Muskeln in die Wandung über (Abb. 31 bis 37, 51). Ihre Länge beträgt bei *S. grimp.* 70 μ, bei *S. balt.* 101 bis 123 μ, bei *S. tav.* 49—56 μ und bei *S. triophth.* 60 μ. Ein vorderer kleiner Abschnitt ist etwas stärker ausgebildet als der übrige Teil. Die Dicke beträgt bei *S. grimp.* vorn 3,5 μ und hinten 2 μ, bei *S. balt.* 2,8 μ und 1,8 μ, bei *S. tav.* 2 μ und 1,5 μ und bei *S. triophth.* 1,5 μ und 1,2 μ. Das untere Ende ist knotenförmig verdickt. Wie die Rami, so besitzen auch die Manubria flügelförmige Anhänge. Sie erstrecken sich bei *S. grimp.* und *S. balt.* nach beiden Seiten, also nach dorsal (*mld*) und lateral (*mll*), und haben lateral Verstärkungsleisten, die vom Manubrium ausgehen. Die lateralen Flügel haben eine größte Breite von 35 μ. Sie

liegen bei *S. grimp.* nur an der vorderen Hälfte des Manubriums, während sie sich bei *S. balt.* fast seiner ganzen Länge anschließen. Die dorsalen Lamellen sind nur halb so breit und sind nur an der vorderen Hälfte der Manubria ausgebildet. Bei *S. grimp.* haben sie ein zackenförmiges Aussehen, bei *S. balt.* laufen sie in eine Spitze aus. *S. tav.* und *S. triophth.* haben nur die dorsalen Lamellen (*mld*) ausgebildet, die an der oberen Hälfte der Manubria sitzen und etwa 14—18 μ breit sind. Sie haben bei *S. triophth.* ein zackiges Aussehen und werden nach der Mitte zu ganz schmal. Bei *S. tav.* sind sie gleichmäßig vorgewölbt. An der anderen Seite haben die Manubria nur eine kleine Ausbuchtung.

3. Mastax.

Der Mastax oder Pharynx besitzt eine herz- oder birnenförmige Gestalt mit nach unten gerichteter stumpfer Spitze. Er ist bei jungen Tieren sehr groß, da er ja nach dem Schlüpfen des Tieres nicht mehr wächst. Wie schon im vorigen Kapitel bemerkt, werden seine Wandungen in der oberen Hälfte gestützt und gespannt durch den Kauapparat. Befindet sich dieser in Ruhe, so bildet er mit seinen flügelförmigen Lamellen eine fast vollkommen geschlossene, nach unten offene Halbkugel. Die untere Hälfte des Mastax wird in ihrer Lage gehalten durch das Fulcrum, welches bis in die Mastaxspitze reicht.

Da der Mastax bei *S. grimp.* am einfachsten gebaut ist, und da ich davon die besten Frontal-, Lateral- und Querschnitte habe, beschreibe ich ihn bei diesem Tier ausführlicher. Zum besseren Verständnis habe ich noch eine Lateralzeichnung nach dem Totalpräparat angefertigt (Abb. 25).

Man muß sich den Mastax als eine Saugpumpe vorstellen, deren Kolbenwandung von Mastaxwandung (*mw*) und Kauapparat gebildet wird und die im Querschnitt fast kreisrund erscheint (siehe die Querschnitte Abb. 51, 31—38). Die Mastaxwandung ist sehr dünn und durchsichtig. In ihrer unteren Hälfte, d. h. bis zum Ansatz der noch zu besprechenden Scheidewand (Piston), hat sie zahlreiche feine, ringförmige Muskelfibrillen ausgebildet (Abb. 28, 29, 39, 40, *cf*). Dieser Teil ist also als epitheliomuskuläres Syncytium im Sinne de Beauchamps anzusprechen. Einzelne Kerne befinden sich in der Wandung (Abb. 29). Als Saugkolben dient eine Scheidewand, die ringförmig in der Mitte der Mastaxwandung befestigt ist und in der Ruhelage sich zwerchfellartig nach oben vorwölbt (Abb. 28, 32—35, 39, 40, *p*). Sie setzt ventral an den Ramilamellen an, dorsal etwas tiefer an den Manubrialamellen, ist also nach der Dorsalseite geneigt. de Beauchamp erkannte sie

auch bei *S. pectinata* und nannte sie »piston«. Später ist diese Bezeichnung, namentlich von HARRING und MYERS, auch für den Hypopharynxmuskel (Pistonmuskel) gebraucht worden. Am Außenrande besteht dieser Piston nur aus einer dünnen Membran (Abb. 28, 33, *pm*), nach der Mitte zu wird er fester und weist vacuolisiertes Plasma auf. Es fällt namentlich eine Zelle auf, die Pistondrüse (Abb. 27, 34, 35, 39, *pd*). Sie hängt als ovoides Gebilde auf der Ventralseite am Piston, auf der Höhe der unteren Ramushälfte. Ihre Größe beträgt 18 : 25 μ. Ihr Plasma ist an den Stellen, wo es nicht große Vacuolen bildet, sehr dicht und feinkörnig. Außer stärker färbbaren Einlagerungen enthält sie

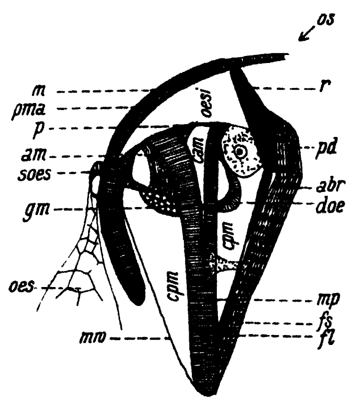


Abb 25. *S. grimp.* Schema des Mastax von der rechten Seite

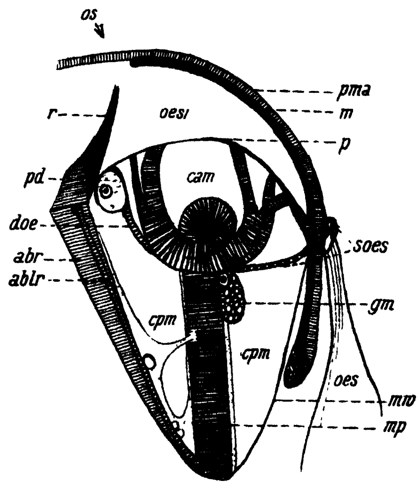


Abb 26. *S. balt.* Schema des Mastax von der linken Seite.

einen ovalen Kern von 2,8 : 4,2 μ Größe, der einen 1 μ großen Nucleolus besitzt. Nach der Dorsalseite zu liegen am Piston zwei 1,8 μ große runde Kerne nebeneinander (Abb. 34, 39, *pk*).

Die Hohlräume im Mastax sind sehr kompliziert, doch hat ihren Grundplan schon BEAUCHAMP (1909) für *S. pectinata* klargestellt.

Durch den Piston wird das Gesamtlumen des Mastax in zwei Hauptteile zerlegt: in ein unteres Lumen, das vom Piston bis ans untere Fulcrumende geht, und ein oberes Lumen, das die andere Hälfte des Mastax ausfüllt, also vom Mund bis zum Piston reicht.

Der obere, vor dem Piston gelegene Raum stellt das echte, »morphologische« Mastaxlumen dar. Es stellt die Verbindung zwischen dem eigentlichen Oesophagus (*oes*) und dem Munde (*os*) dar, und ich nenne es daher den intrapharyngealen Oesophagus (Abb. 28, 34—40, *oesi*).

Allerdings ist bei unserer Synchäte dieser intrapharyngeale Oesophagus nicht als enges Rohr von der »Höhlung« getrennt fast bis zur Höhe des Mundes (siehe Abb. 121), sondern er nimmt das ganze obere Mastaxlumen in Anspruch.

Der intrapharyngeale Oesophagus besitzt wie bei *S. pectinata* auch die lateralen Aussackungen, die durch die Vorwölbung des Pistons entstehen (Abb. 28). Seine dorsale Wand, also das Gebiet zwischen Oesophagussphincter (*soes*) und Höhe der Stirntaster (*st*) und zwischen den beiden Manubrien (*m*) ist versteift durch eine derbe Cuticula, die eine

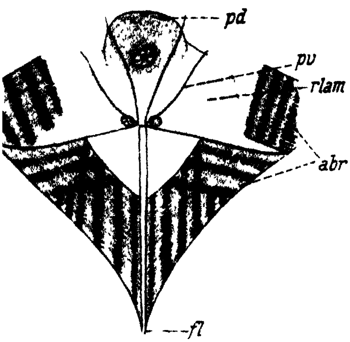


Abb. 27 *S. grimp.* Frontalschnitt durch den M. abductor rami.

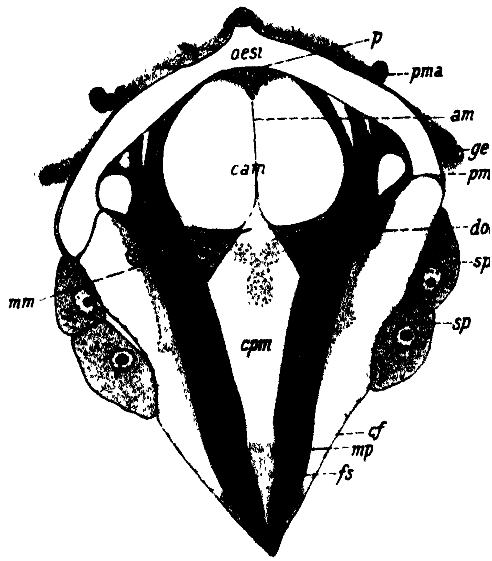


Abb. 28 *S. grimp.* Frontalschnitt mitten durch den Mastax, ventral vom Mastaxganglion.

doppelte Wandung besitzt (Abb. 35—39, *cu*). Diese Wandung ist durch regelmäßig angeordnete Membranen oder Leisten verbunden. Nach oben zu geht sie allmählich in die einfache Cuticula über, nach unten zu verbreitert sich der Zwischenraum, bis er plötzlich absetzt. Sie verhindert, daß die Mastaxwand an dieser Stelle durch die Saugwirkung einfällt und durch die Manubrien und die an diesen inserierenden Muskeln von den Seiten her zusammengefaltet wird. Außerdem dient sie wohl als Puffer gegen das Gehirn (*gc*).

Das unter dem Piston gelegene Lumen besteht aus Hohlräumen, die morphologisch in der Mastaxwand liegen und daher eigentlich die Bezeichnung »Lumen« nicht verdienen. Es handelt sich um sekundäre Bildungen, die das Gleiten des Hypopharynxmuskels ermöglichen.

Dieses untere Lumen, das vom Piston bis ans untere Fulcrumende reicht, wird wiederum durch eine Scheidewand, die Mastaxmembran (Abb. 28, 29, 32, 33, 39, *mm*), die zum Piston ungefähr parallel liegt, in zwei Teile geteilt. Die obere kleinere und kugelige Höhlung nenne ich das Cavum anterius mastacis[1] (Abb. 28, 29, 33, 39, *cam*), die untere trichterförmige: das Cavum posterius mastacis (Abb. 28, 31, 39, 40, 51, *cpm*).

Im Cavum anterius mastacis spannt sich in dorsoventraler Richtung eine Aufhängemembran zwischen Piston und Mastaxmembran aus (Abb. 28, 32—34, 39, *am*). Sie ist 10—20 μ breit und besitzt ganz feine Verstärkungsbänder, die unten und oben auseinanderweichen und dort etwa sternförmig an der Mastaxmembran und am Piston ansetzen.

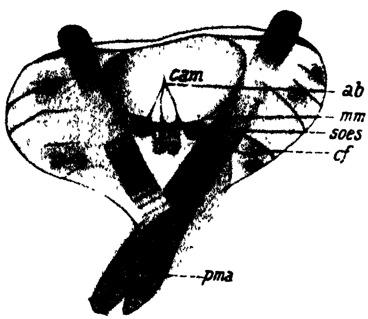


Abb. 29. *S. grimp.* Frontalschnitt durch den dorsalen Teil des Mastax.

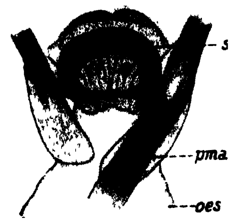


Abb. 30. Auf Abb. 29 nach dorsalwärts folgender Längsschnitt, Oesophagusmündung.

Außerdem sieht man weiter dorsal ein Aufhängeband (Abb. 29, 32, 39, *ab*), das oben bei den Pistonkernen (*pk*) am Piston und unten in der Nähe der Oesophagusmündung an der Mastaxmembran inseriert.

An der Mastaxmembran hängt unter der Aufhängemembran das Mastaxganglion (Abb. 31, 39, *gm*). Außerdem liegen zwei Paar kleinerer Muskeln an ihm. Ein Paar inseriert beim Mastaxganglion an der Membran, verläuft etwas divergierend nach dorsal, geht im Bogen nach oben und umschließt die Oesophagusmündung: der Oesophagussphincter (Fig. 29—33, 39, *soes*). Er ist 6 μ breit und zeigt eine deutliche Querstreifung. Das andere Paar dient als Antagonist des Oesophagussphincters: der M. dilatator oesophagi (Abb. 28, 31—35, 39, *doe*). Er ist ebenfalls quergestreift, aber etwas breiter als der Oesophagussphincter,

[1] Diese Bezeichnung ist rein deskriptiv und soll keine Homologie mit dem gleichnamigen Gebilde bei *Asplanchna* ausdrücken.

namentlich an seiner Ansatzstelle an der Dorsalseite der Pistondrüse. Der Muskel zeigt einen ganz merkwürdigen Verlauf. Nachdem er divergierend an der Mastaxwandung nach dorsal geht, umschließt er halb den weiter unten erwähnten Hypopharynxmuskel. Er ist von Plasma umgeben, das in das Plasma des Hypopharynxmuskels übergeht.

Nun kommen wir zu dem auffallendsten Muskel des Mastax: dem als Kolbenstange wirkenden Hypopharynx- oder Pistonmuskel, de Beauchamps »muscle dépresseur du piston (*mp*)« (Abb. 28, 51, 31—35, 39, 40, *mp*). Er liegt im Cavum posterius mastacis und besitzt eine V-förmige Gestalt, weshalb man geneigt ist, dem ganzen Mastax eine konische Form zuzuschreiben. Der Muskel ist grob quergestreift und, von dorsal gesehen, 10 μ breit. Er inseriert am unteren Fulcrum-

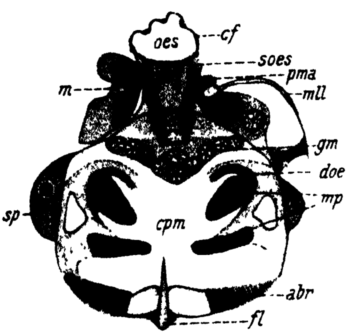


Abb. 31. *S. grimp.* Querschnitt durch Oesophagus, Mastax und Mastaxganglion.

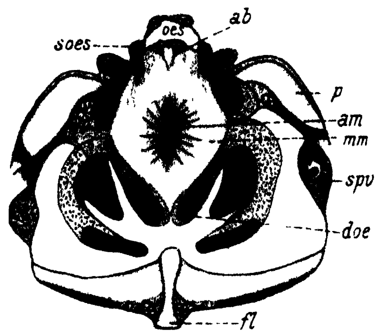


Abb. 32. *S. grimp.* Querschnitt durch Oesophagus und Mastax auf der Höhe der Mastaxmembran

ende. Beide Äste teilen sich dann bald in einen dorsalen größeren und einen ventralen kleineren Teil (Abb. 40, 51). Oben umschließen sie an den Lateralseiten, zusammen mit einem Ast des M. protractor manubrii, das Cavum anterius mastacis. Dann spaltet sich der Muskel ganz in die einzelnen Muskelbündel, aus denen er sich zusammensetzt, auf und inseriert am Piston und an der Pistondrüse. Er ist seiner ganzen Länge nach von Plasma umgeben, das Vacuolen aufweist und daß durch eine Brücke mit dem Plasma des noch zu besprechenden M. abductor rami (*abr*) in Verbindung steht (Abb. 31).

Damit sind wir bei einem zweiten Hauptmuskel des Mastax angelangt (Abb. 27, 31—35, 39, 40, 51, *abr*), den ich mit Nachtwey, der bei *Asplanchna* einen homologen Muskel fand, »M. abductor rami« nenne (bei de Beauchamp »muscles abducteurs verticaux du mastax *bv*«, bei Martini an *Hydatina* »M. fulcroscapalis«). Der Muskel besitzt, wie der Hypopharynxmuskel, eine V-förmige Gestalt, ist aber etwa

doppelt so breit, nämlich 18 μ. Er spannt sich zwischen dem mittleren Teil der Fulcrumlamelle und dem Proc. ventralis rami aus. Geschehe das aber ohne Zwischeninsertion, so wäre eine ziemlich große Kraft nötig, die Rami zu öffnen, da der Muskel fast parallel zum Fulcrum verlaufen würde. Daher divergiert der Muskel anfangs sehr stark und setzt unten an der Ramuslamelle an. Ein Teil, und zwar der äußere, konvergiert dann wieder nach dem Processus ventralis rami zu. DE BEAUCHAMP erwähnt bei *S. pectinata* nur den unteren Teil des Muskels: »Deux petits muscles abducteurs réunissent le fulcrum à la base des rami; on ne les voit guère que sur les coupes (fig. 121 *bv*)«. Ich glaube aber, daß der obere Abschnitt auch bei dieser Art vorhanden ist. Man könnte der Ansicht sein, daß der untere Teil des Muskels genügen würde, um die Rami zu spreizen.

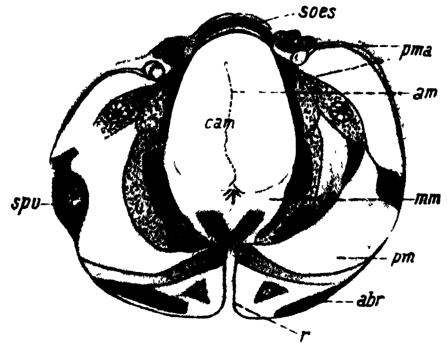


Abb. 33. *S. grimp.* Querschnitt durch den Mastax auf der Höhe der Oesophagusmündung.

Aber das ist nicht der Fall; denn die zarten Ramuslamellen wären zu schwach, die Rami mit den Unci und den Mundklappen zu öffnen und in dieser Lage zu halten, währenddessen sich der Hypopharynxmuskel plötzlich kontrahiert und der intrapharyngeale Oesophagus sich damit erweitert.

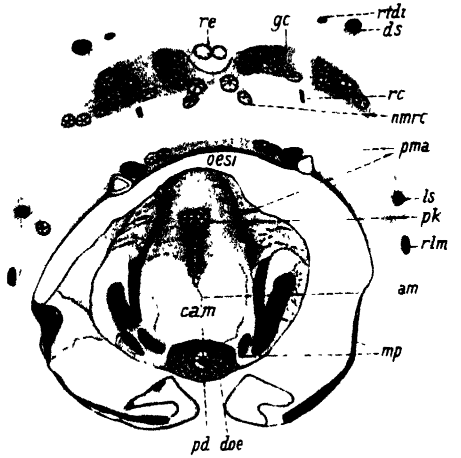


Abb. 34. *S. grimp.* Querschnitt durch Gehirn und Mastax auf der Hohe des Piston.

Der Muskel zeigt eine sehr lockere, beim Totalpräparat kaum sichtbare Querstreifung. Wie Abb. 27 zeigt, scheinen mehrere Lagen von Muskelfibrillen, bei denen die Querstreifung nicht einheitlich durchgeführt ist, übereinander angeordnet zu sein.

Der dritte und letzte Hauptmuskel ist der M. protractor manubrii, der die geöffneten Rami und Unci durch Vorziehen der Manubria indirekt schließt und den ganzen Mastax wieder in seine Ruhelage

zurückbringt (Abb. 28—40, 51, *pma*). DE BEAUCHAMP nennt ihn »muscles adducteurs posterieurs du mastax (*dp*)«. Er inseriert am unteren Ende des Manubriums und folgt dessen Verlauf, wobei er es einbettet. Auf der Höhe der Oesophagusmündung spaltet er sich. Der dünnere Teil folgt dem Manubrium, bleibt aber immer an der Außenwandung des Mastax (das Manubrium durchbricht ja die Mastaxlumenwand, um an den Uncus zu gelangen!), läuft über den Mastax hinweg und endet schließlich an der Innenseite der ventralen Wimperkranzmatrix. Der dickere Teil geht durch die Mastaxwandung, verbreitert sich stark, umgibt mit dem Hypopharynxmuskel, wie schon vorhin erwähnt, die

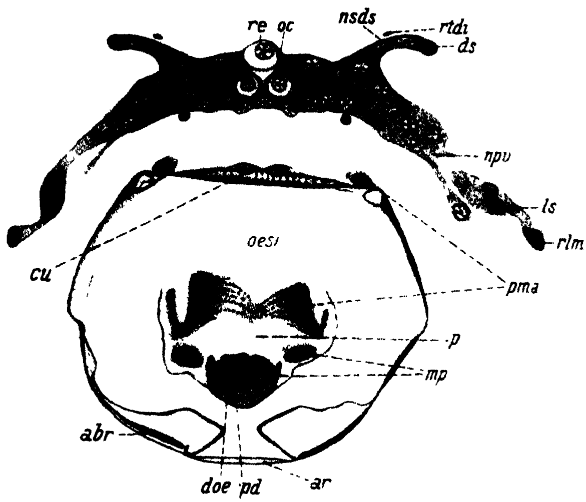


Abb. 35. *S. grimp.* Querschnitt durch Gehirn und Mastax auf der Höhe des Piston.

Seitenwände des Cavum anterius mastacis und verliert sich oben am Piston. Die Muskelfibrillen sind quergestreift und wie beim Hypopharynxmuskel zu Bündeln zusammengeschlossen. Der Muskel ist unten von einem ebenso starken Plasmastrang begleitet, der größtenteils mit ins Innere des Mastax hinübergeht. Nur eine ganz dünne Schicht überdeckt außen die Manubriumlamellen und den dorsalen Teil des Mastax über dem Oesophaguseingang. Je ein Kern liegt im Plasma auf der Höhe des Übertrittes ins Innere. Er ist oval, mißt 2,8 : 3,5 μ und besitzt einen 1 μ großen Nucleolus.

Erwähnen muß ich noch den direkten Schließer der Rami: den M. adductor rami (Abb. 35, *ar*), der sich zwischen den beiden Processus ventrales rami ausspannt. Er ist äußerst dünn und zeigt keine Differenzierung. Der M. protractor fulcri (*pf*) ist schon beim Mund besprochen.

Die Syncytienverhältnisse im Mastax habe ich nicht genauer verfolgt. Es scheinen außer der Pistondrüse auf jeder Seite drei Syncytien vorhanden zu sein (Abb. 32, 33). Zwei davon waren schon erwähnt: das eine Syncytium bildet den Hypopharynxmuskel, den M. abductor rami, den M. dilatator oesophagi und sehr wahrscheinlich das Fulcrum und die Rami; das andere den M. protractor manubrii und die Manubrien. Außerdem schiebt sich noch ein drittes Syncytium auf der Höhe der Mastaxmembran zwischen beide ein. Es entsendet ein Ligament an die lateralen Manubriumlamellen und an die Speicheldrüsen. In ihm liegen

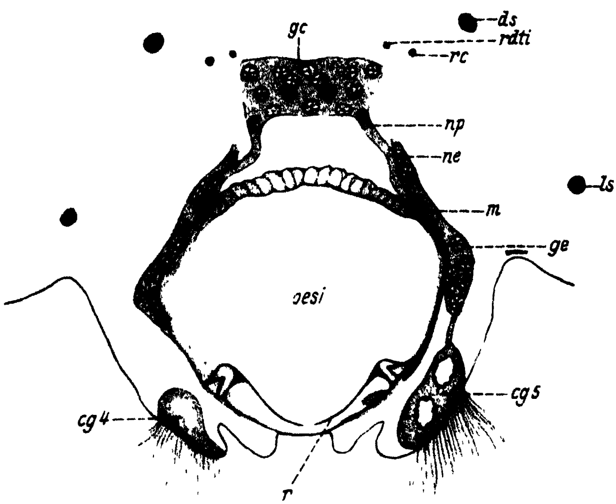


Abb. 36. *S. gr imp.* Querschnitt durch Gehirn und Mastax auf der Höhe des intrapharyngealen Oesophagus.

je zwei Kerne: ein großer (2,8 : 3,5 μ, Nucleolus 1,5 μ) und ein kleiner (1,5 : 2 μ mit punktförmigem Nucleolus).

An dieser Stelle seien auch die den Hartteilen des Mastax zugehörenden Kerne zusammenfassend erwähnt. Es sind nur zwei Paar. Das erstere Paar ist schon beim Mund angeführt. Es liegt zu beiden Seiten am oberen Fulcrumende in etwas Plasma des M. abductor rami eingebettet (Abb. 32). Das andere Paar hat seinen Platz in den unteren Ecken der Rami. Es ist ebenfalls von etwas Plasma umgeben (Abb. 33). Zählen wir alle Kerne im Mastax, außer den Ganglienkernen, zusammen, so ergeben sich nur etwa 21 konstante Kerne. Dazu kommen dann die sechs konstanten Kerne der noch zu besprechenden Speichel- und Speichelvordrüsen.

Der Mastax von *S. balt.* zeigt denselben Grundaufbau wie bei *S. grimp.* (Abb. 50, 60—66). Der auffallendste Unterschied ist die Aufrollung des Hypopharynxmuskels, bevor er am Piston ansetzt, die

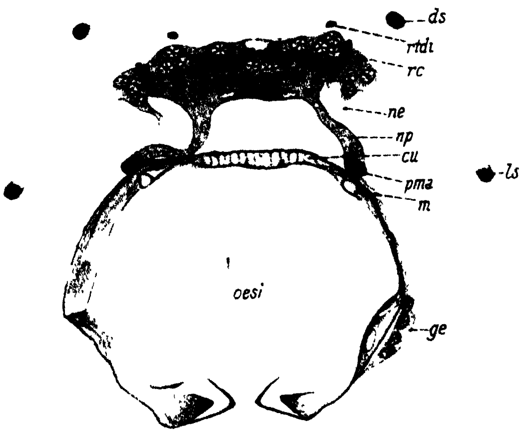


Abb. 37. Wie Abb. 36 Der Schnitt schließt sich direkt an die der Abb. 31—36 an.

de Beauchamp bei *S. pectinata* als »peloton« bezeichnet hat. Der Muskel zieht zunächst in einer Dicke von 7—13 μ nach oben. In diesem geraden Abschnitt ist er etwa 80 μ lang. Dann macht er eine Wendung nach außen und teilt sich in einen ventralen und einen dorsalen Ast,

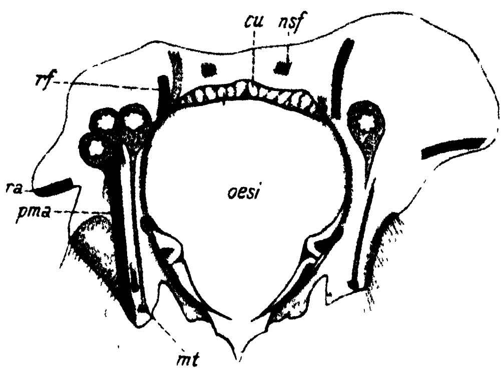


Abb. 38. *S. grimp.* Querschnitt durch den Kopf auf der Höhe der Sinneszellen für die Mundtaster.

die beide die Aufrollung fortsetzen, wieder nach oben biegen, sich nochmals spalten und schließlich am Piston mit breiter Fläche inserieren. Die Entwirrung des Knäuels und die Spaltung der einzelnen Äste ist auf den Schnittpräparaten nicht deutlich zu erkennen. Am besten zeigen es noch Abb. 44 und 26, die nach Totalpräparaten angefertigt

wurden. Je ein Kern liegt im Plasma, das den ganzen Muskel mit einer dünnen Schicht überdeckt, unter der Aufrollung. Er ist oval, mißt 4,9 : 6,3 μ und besitzt einen 2 μ großen Nucleolus. Wie Abb. 63 und 64 zeigen, kommen auch Kernasymmetrien vor. In Abb. 64 wird sich wahrscheinlich der eine große Kern in zwei kleinere geteilt haben. Außerdem liegen noch überall kleinere Kerne im Plasma dieses großen Muskels verteilt. Die Plasmabrücke nach dem M. abductor rami ist ebenfalls vorhanden. An ihm liegt an dieser Stelle ein ovaler 3,5 : 4,2 μ

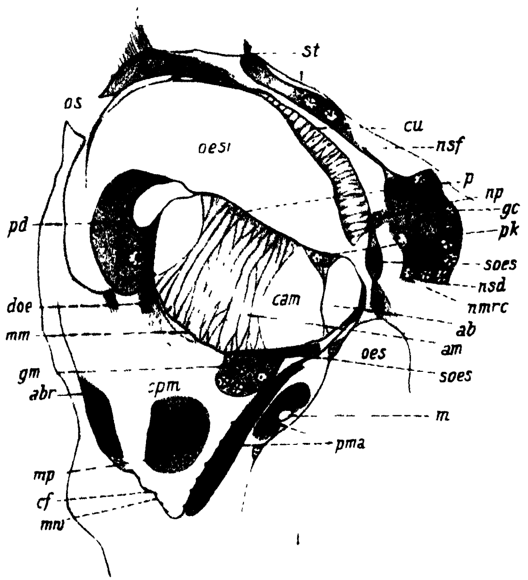


Abb. 39. *S. grimp.* Sagittalschnitt median durch Mastax und Gehirn. Letzeres nicht ganz median getroffen.

großer Kern. Dieser Muskel zeigt im unteren Teil nicht die lose Differenzierung, wie bei *S. grimp.*, sondern eine deutliche Querstreifung. Er ist 11 μ breit.

Als zweiten wichtigen Unterschied gegenüber *S. grimp.* hat *S. balt.* außer dem großen M. abductor rami noch einen 1,5—2 μ breiten M. abductor lamellae rami ausgebildet (Abb. 66, *ablr*). Dieser Muskel zweigt sich ganz unten vom Hypopharynxmuskel ab, läuft dem Fulcrum parallel und inseriert an den Ramuslamellen. Er hat wahrscheinlich nur den Zweck, diese straff zu halten. Schließlich fehlt die Aufhängemembran im Cavum anterius mastacis. Das Aufhängeband darin ist jedoch vorhanden; es sind sogar zwei Bänder ausgebildet, die nach unten divergieren.

Neben dem Oesophagussphincter (Abb. 50, 60, 61, *soes*) bemerkt man auch seinen Antagonisten, den M. dilatator oesophagi (Abb. 64, 65, *doe*). Er bedeckt die ganze Ventralwand des Cavum anterius mastacis, umgreift aber nicht den Hypopharynxmuskel. Als Spezialmuskel ventral vom Mund ist nur der M. fulcro-matricis ausgebildet.

Die Kernzahl an den Hartteilen des Mastax ist dieselbe wie bei *S. grimp.* (zwei Paar). Das Paar am oberen Fulcrumende ist oval und mißt 1,5 : 2,8 μ. Was die Zahl der Kerne im ganzen Mastax anbetrifft,

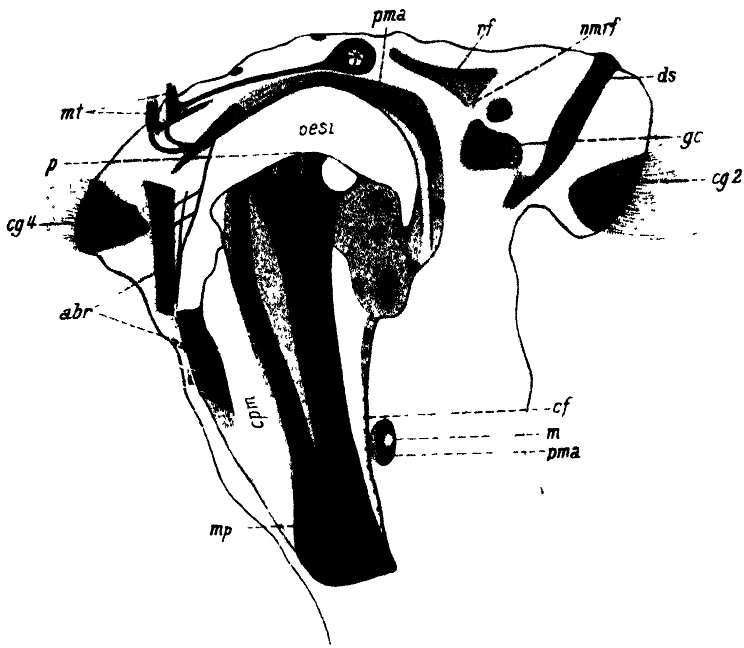


Abb. 40. *S. grimp.* Sagittalschnitt seitlich durch den Mastax, rechter Teil des Hypopharynxmuskels.

so ist sie über doppelt so groß wie bei *S. grimp.* Ich kann sie nicht genau angeben, aber außer den Kernen im Mastaxganglion habe ich mit den sechs Speicheldrüsenkernen 65 bzw. 66 gezählt. NACHTWEY gibt bei *Asplanchna* für den »Kauapparat« 54 konstante »Zellen (bzw. Kerne)« an. Die »Zellen« des Mastaxganglions und der muskulösen Elemente sind dabei nicht mitgerechnet.

Der Mastax von *S. tav.* und *S. triophth.* stimmt im Bau mit dem von *S. balt.* überein. Es mögen noch einige Messungen und genauere Angaben erfolgen. Bei *S. tav.* ist der M. abductor rami (*abr*) 7 μ breit und bis zur mittleren Insertionsstelle an den Ramuslamellen 21—28 μ lang.

Der Hypopharynxmuskel (*mp*) mißt an Breite etwa 6 μ, seine großen Kerne unter der Aufrollung 3,5 μ (Nucleolus 2 μ). Der M. adductor rami (*ar*) ist kein unpaarer Muskel zwischen den beiden Processus ventrales rami, sondern paarig angeordnet. Er spannt sich zwischen Processus ventralis rami und Hypodermis aus.

Die gut ausgebildete Muskulatur ventral vom Mund bei *S. triophth.* wurde schon bei dem Kapitel »Mund« hervorgehoben. Außer den dort angeführten Muskeln ist noch ein M. adductor rami (*ar*) in derselben Weise wie bei *S. grimp.* ausgebildet. Neu tritt hier ein paariger M. abductor rami minor auf (Abb. 11, *abrm*), der sich zwischen Processus ventralis rami und Hypodermis ausspannt. Er ist quergestreift, 1,8 μ breit und 28 μ lang. Außerdem ist noch ein besonderer Muskel, der M. cutaneo-mastacius (*cm*), zur Aufhängung des Mastax vorhanden. Er ist paarig ausgebildet, glatt und 1 μ breit. Er entspringt ventral vom Gehirn am Mastax und zieht nach oben, wo er an der Mundfalte inseriert. Der große M. abductor rami (Abb. 41, *abr*) ist 9 μ breit und zeigt im unteren Teil eine sehr kräftige Querstreifung. Der obere Teil ist lockerer differenziert. Unten bei seiner Ansatzstelle am Fulcrum liegt beiderseits in seinem Plasma ein 2 μ großer Kern. Auf derselben Höhe befinden sich am M. abductor lamellae rami (*ablr*) zwei Kerne von gleicher Größe. Dieser Muskel hat eine Breite von 2 μ und eine Länge von 42 μ. Der Hypopharynxmuskel (*mp*) ist, von ventral oder dorsal gesehen, 7 μ breit und in seinem unteren geraden Teil 53 μ lang. Seine Plasmakerne unter dem Knäuel messen im Durchmesser 3,5 μ (Nucleolus 1,5 μ). Der am Piston endigende Teil des M. protractor manubrii (*pma*) spaltet sich und sendet nach unten je einen Ast, der seitlich vom Oesophaguseingang inseriert. Im Plasma des Manubriumprotractors liegt am unteren Ende je ein Kern. Es werden wahrscheinlich aber noch mehr vorhanden sein. Der Muskel selbst ist im unteren Teil 4 μ, in dem Teil, der über den Mastax hinwegläuft, 1,5—2 μ breit. Der Oesophagussphincter ist, wie bei *S. tav.*, an der Stelle, wo er um den Oesophaguseingang herumläuft, nur sehr schmal: 1—1,5 μ. Die Pistondrüse hat eine Größe von 9 : 13 μ. Ihr Kern, der einen kleinen Nucleolus besitzt, mißt 2,8 μ.

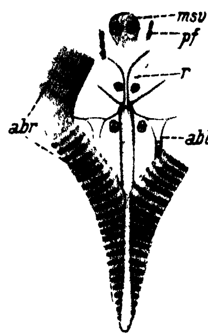


Abb. 41. *S. triophth.* Längsschnitt durch den M. abductor rami.

Die Gesamtkernzahl im Mastax habe ich bei *S. tav.* und *S. triophth.* leider nicht festgestellt. An den Hartteilen liegen insge-

samt bei *S. tav.* vier Kerne, wie bei *S. grimp.* und bei *S. balt.* *S. triophth.* besitzt acht Kerne; zwei Paar liegen am Fulcrum, und zwei Paar liegen an den Rami.

4. Funktion des Mastax.

Der Mastax wirkt als Saugorgan. Eine Greiffunktion durch die Unci kommt erst in zweiter Linie in Betracht.

Wir müssen, um die Wirkungsweise kennen zu lernen, von der Ruhelage ausgehen. Die Rami mit den Unci sind geschlossen, ebenfalls die Mundklappen. Die Mundöffnung wird beschirmt von den starren Mundborsten. Der Piston wölbt sich sehr weit nach oben vor, so daß der intrapharyngeale Oesophagus nur als schmaler Spalt übrigbleibt. Gewahrt das Tier dann eine Beute, so zieht sich der Hypopharynxmuskel plötzlich und ruckartig zusammen und reißt den Piston mit nach unten. Die äußere ringförmige dünne Membran wirkt dabei als Gelenk. Gleichzeitig kontrahiert sich der M. abductor rami — bei *S. balt.*, *S. tav.* und *S. triophth.* auch der M. abductor lamellae rami. Dadurch öffnen sich die Rami mit den Unci und den durch die Ramispangen damit verbundenen Mundklappen. Bei *S. triophth.* wird dies noch unterstützt durch die Kontraktion des M. abductor rami minor und des M. dilatator oris ventralis. In demselben Sinne wirken indirekt die Manubria; denn ein Teil des sie einbettenden Muskels inseriert am Piston, wird ebenfalls mit nach unten gezogen und nimmt die Manubria mit, die durch Gelenkhäute wiederum mit den Unci verbunden sind. Wahrscheinlich wird der Incus bei *S. triophth.* durch den M. protractor fulcri und den M. fulcro-matricis — bei *S. grimp.* durch den M. protractor fulcri und bei *S. balt.* durch den M. fulcro-matricis — ein wenig vorgezogen oder auch nur in seiner Lage gehalten; denn Antagonisten sind nicht vorhanden. Die Ramuszähne werden durch Zug an den Ramuslamellen und Manubrien gespreizt, beobachtet bei *S. grimp.* Dazu tritt gleichzeitig noch eine vierte Bewegung: die Oesophagusmündung wird durch den Oesophagussphincter abgeschlossen.

Jetzt kann sich der Sog, der durch die plötzliche Erweiterung des intrapharyngealen Oesophagus entsteht, nicht mehr nach dem Oesophagus auswirken, sondern nur nach der Mundöffnung, und die vorüberschwimmende Beute wird hereingerissen. Die Wandung des vorderen Mastax wird durch die Ramus- und Manubriumlamellen und die doppelte Cuticula der Dorsalseite vor dem Einfallen geschützt.

Danach entspannen sich alle Muskeln, und ihre Antagonisten treten in Kraft. Der M. protractor manubrii schließt durch Zusammenziehen

die Unci, die also nicht die Beute zerkleinern, sondern nur am Entweichen hindern. Mit den Unci kommen auch die Rami und Mundklappen in ihre Ruhelage zurück. Bei *S. grimp.*, *S. triophth.* und *S. tav.* wird diese Bewegung noch durch den M. adductor rami unterstützt. Der Hypopharynxmuskel und der Piston gelangen in ihre ursprüngliche Lage zurück zunächst durch die Abzweigung des M. protractor manubrii, der am Piston inseriert. Dadurch, daß die Manubrien hochgezogen werden, kommt der Piston zum Teil auch mit. Hauptsächlich fungieren aber die Muskelfibrillen der Seitenwandung des Cavum posterius mastacis. Sie wirken wie die Ringmuskeln beim eingezogenen Tier. Die Wände des Cavum posterius mastacis müssen übrigens einen ziemlich starken Druck während der Kontraktion des Hypopharynxmuskels aushalten.

Dann zieht sich der M. dilatator oesophagi zusammen und macht den Weg in den Oesophagus frei, so daß die Beute gleich in diesen hineingeschleudert wird; denn die Muskelbewegungen erfolgen nicht langsam nacheinander, sondern fast zu gleicher Zeit. Schon im nächsten Augenblick kann eine andere Beute gefangen werden.

5. Speicheldrüsen.

Die Speicheldrüsen treten bei den vier Synchäten als paarige beutelförmige Gebilde an den Lateralseiten des Mastax unter dem Pistonansatz auf. Sie liegen außerhalb der Mastaxwandung. Diese ist nach innen eingebuchtet, so daß die Drüsen nicht weiter hervortreten und innerhalb der Wandung zu liegen scheinen. Die Totalpräparate zeigen jederseits ein dreikerniges »Syncytium«, auf Schnittpräparaten sieht man jedoch, daß dieses durch eine Wand getrennt ist (Abb. 28, 66, *spv* und *sp*). Oben liegt eine kleinere einkernige Zelle: die Speichelvordrüse (*spv*), unten ein größeres zweikerniges Syncytium: die Speicheldrüse (*sp*). Das Plasma in beiden ist meistens verschieden gefärbt. In den Speicheldrüsen ist es fein granuliert und sehr dicht, daher dunkler tingiert; in den Speichelvordrüsen liegt es häufig lockerer (Abb. 66).

Die Kerne sind in den beiden Drüsen auch verschieden. Durchweg kann man sagen, daß der Kern der Vordrüse etwas größer ist als die beiden Kerne der Speicheldrüse. Der Vordrüsenkern mißt bei *S. grimp.* 2,8 : 4,2 μ, bei *S. balt.* 2,8 : 3,5 μ, bei *S. tav.* 3,2 μ und bei *S. triophth.* 2,1 μ. Die Kerne der Speicheldrüsen haben — in derselben Reihenfolge der Tiere — eine Größe von 3,5 μ, 2,1 : 3,5 μ, 2,1 μ und 2,1 μ. Der Nucleolus dieser Kerne ist verhältnismäßig sehr groß: 2,1 μ, 1,4 μ, 1,4 μ und 1 μ. Dagegen besitzt der Kern der Speichelvordrüse meistens nur

chromatische Substanz an der Wandung (Abb. 66) oder — bei jüngeren Tieren — einen kleinen Nucleolus, der sich aber bald auflöst. Speicheldrüse und -vordrüse messen zusammen, von dorsal oder ventral gesehen, bei *S. grimp.* 18 : 35 μ, bei *S. balt.* 11 : 28 μ, bei *S. tav.* 12 : 25 μ und bei *S. triophth.* 11 : 21 μ. Eine Einmündung in den Mastax habe ich nicht beobachtet. Die Drüsen scheinen demnach ihre secretorische Tätigkeit verloren zu haben.

Martini hat bei *Hydatina* ungefähr dieselbe Anordnung gefunden. Er spricht von einer größeren ventral gelegenen zweikernigen und einer kleineren dorsal gelegenen einkernigen »Zelle«. Bei *Asplanchna* sind die Speicheldrüsen einkernige Organe. »Deutlich sind drei Teile der Drüse zu unterscheiden: der hintere secernierende Abschnitt, ein Reservoir und der zum Mastax führende Kanal« (Nachtwey). Seehaus (1930) fand bei *Testudinella* jederseits eine zweikernige Speicheldrüse.

6. Oesophagus.

Der Oesophagus (*oes*) stellt bei allen Synchäten ein langes, durchsichtiges, umgekehrt trichterförmiges Rohr dar. Es entspringt ungefähr in der Mitte der Dorsalseite des Mastax, wird vom Oesophagussphincter umschlossen und hat dort einen Durchmesser von 9—11 μ — gemessen im Ruhezustand. Nach unten zu verbreitert er sich allmählich auf etwa 45 μ bei *S. grimp.*, 30 μ bei *S. balt.*, 15—28 μ bei *S. tav.* und 40 μ bei *S. triophth.* Die Zahlen sind nur ungefähre Angaben, da die Wandung äußerst dünn und gefaltet ist. Die Länge ist ebenfalls ganz verschieden, je nachdem, ob der Magen nach unten oder oben gezogen ist. Bei *S. grimp.* habe ich etwa 80 μ gemessen, bei *S. balt.* 90 μ, bei *S. tav.* 28 bis 60 μ und bei *S. triophth.* 55 μ. An seinem unteren Ende läuft er stumpf nach dem Magen hin zusammen, von dem er durch den Magensphincter getrennt wird.

Die Wandung ist ein 0,5—1 μ starkes einheitliches Syncytium, das zahlreiche Muskelfibrillen ausgebildet hat (Abb. 31, 42—46, 51 bis 53, *cf*). Der Oesophagus ist also ein epitheliomuskuläres Syncytium im Sinne de Beauchamps. Die Fibrillen sind bei *S. grimp.* netzförmig angeordnet, bei den anderen Synchäten sah ich zwölf Längs- und zwei Ringfibrillen — bei *S. tavina* nur eine Ringfibrille —, wovon die untere Faser den Oesophagus eben über den Magenvordrüsen umschließt. de Beauchamp gibt für *Triphylus lacustris* ebenfalls zwölf Längsfibrillen an. Die Längsfibrillen haben untereinander gleichen Abstand, bei *S. balt.* 5 μ; nur bei *S. triophth.* sind immer je zwei näher zusammengerückt, so daß sich sechs Paar ergeben. Bei den Ringfibrillen ist es möglich — wenn wir den Magensphincter zum Vergleich

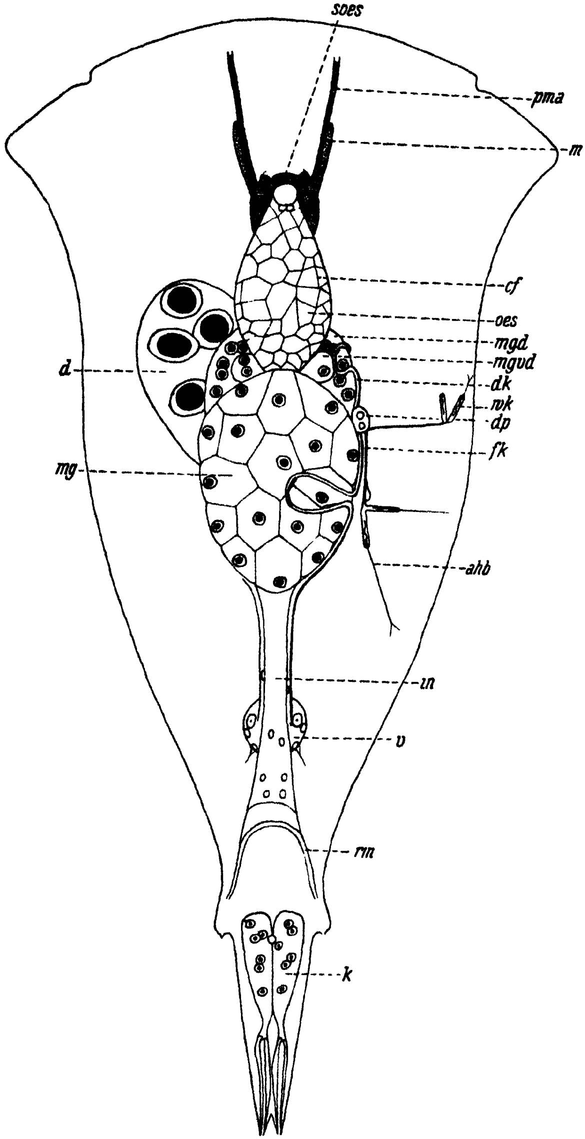


Abb. 42. *S. grimp.* Dorsalansicht der inneren Organe. Die Protonephridien der linken Seite sind fortgelassen.

heranziehen, sogar wahrscheinlich —, daß sie außerhalb der Wandung liegen. Ich habe nicht weiter darauf geachtet, konnte aber bestimmt feststellen, daß sie sich über die Längsfibrillen legen.

Das Fibrillensystem befähigt den Oesophagus zu intensiven peristaltischen Bewegungen und ersetzt die fehlenden Wimpern. In der Regel gehen die Wellen vom Mastax zum Magen, doch sah ich sie zuweilen auch in der entgegengesetzten Richtung verlaufen.

Die Kerne des Oesophagus liegen in kleinen Plasmavorwölbungen. Ihre Gesamtzahl kann ich nicht genau angeben. Es scheinen bei *S.grimp.*, *S. balt.* und *S. triophth.* je acht Kerne — dorsal und ventral je vier — vorhanden zu sein. Davon liegen immer zwei auf der Dorsalseite eben unter dem Oesophagussphincter. Die Größe der Kerne beträgt bei *S. grimp.* 2,8 μ, bei *S. balt.* 3,5 μ, bei *S. tav.* 2 μ und bei *S. triophth.* 2,5 μ. Alle enthalten einen kleinen Nucleolus. Bei *S. grimp.* und *S. balt.* habe ich bemerkt, daß von den acht Kernen die vier unteren etwas größer sind als die übrigen (bei den anderen Synchäten habe ich nicht darauf geachtet). Vielleicht deutet das darauf hin, daß der untere Teil des Oesophagus, soweit die Magendrüsen und -vordrüsen an ihm liegen, aus vier Zellen der Magenanlage hervorgegangen ist, ähnlich wie es NACHTWEY bei dem ähnlich gebauten Oesophagus von *Asplanchna* feststellte; doch läßt die andere Lage der Magendrüsen — sie münden bei *Asplanchna* vor dem hinteren Teil des Oesophagus ein — eine derartige Homologisierung der Oesophagusteile beider Gattungen noch fraglich erscheinen. Nach LEHMENSICK ist der Oesophagus bei *S. pectinata* »ein außerordentlich dünnwandiger, sehr langer Schlauch, der keine Wimperung besitzt«.

Viel umstritten ist die Frage nach Lage der Oesophagusmuskulatur. DE BEAUCHAMP vertritt den Standpunkt, daß die Contractilität des Verdauungstractus durch Epithelmuskeln ermoglicht wird. NACHTWEY ist derselben Ansicht in bezug auf den Oesophagus von *Asplanchna* — am Magen fand er uberhaupt keine Muskeln. MARTINI bestreitet aber die Feststellungen DE BEAUCHAMPS bei *Hydatina senta*. In einer Aussprache über diesen strittigen Punkt kommt es jedoch zu keiner Einigung (Zool. Anz. 42 und 44). Bezüglich *S. pectinata* schließt sich LEHMENSICK MARTINI an, obgleich er die Matrixzellen der Muskeln nicht einwandfrei feststellen konnte. Nach seiner Meinung irrt sich NACHTWEY, wenn er von einem »epitheliomuskulären Syncytium im Sinne DE BEAUCHAMPS« beim Oesophagus von *Asplanchna* spricht. Er schreibt: »Zwar glaubt dieser Autor (NACHTWEY) sich in Übereinstimmung mit DE BEAUCHAMP. Aus der Tafel IX, Abb. 131 geht jedoch hervor, daß DE BEAUCHAMP nicht intracelluläre Fibrillen meint, sondern dem Oesophagus aufliegende Epithelmuskelzüge.« Diese Feststellung trifft aber durchaus nicht zu; denn danach müßte man aus meinen Zeichnungen auch schließen, daß die Muskelstränge nicht in der Oesophaguswandung, sondern ihr außen aufliegen. Das ist aber nur scheinbar so und kommt daher, weil die innere Cuticula des Oesophagus etwas fester und derber gebaut ist als die äußere. Die Muskelzüge können sich also, wie die Kerne, nur nach außen vorwölben. Im übrigen ist es aber wohl möglich,

daß Muskeln außerhalb der sie bildenden Zellen und Syncytien liegen, wie wir es später bei der Betrachtung und beim Vergleich des Magensphincters von *S. grimp.* und der drei anderen Synchäten sehen werden.

7. Magen.

Der Magen (*mg*) besitzt eine eiförmige Gestalt. Seine Größe schwankt — von dorsal gemessen — bei *S. grimp.* und *S. balt.* ungefähr zwischen 52 : 56 μ und 73 : 95 μ, bei *S. tav.* und *S. triophth.* zwischen 26 : 30 μ und 45 : 49 μ. Er besteht aus 30 Hauptzellen und zwei Belegzellen. Lehmensick gibt für *S. balt.* 32 Magenzellen an, erwähnt aber nichts von Belegzellen. Dazu kommt bei *S. grimp.* am oberen Ende ein zweikerniges Syncytium, dem bei den anderen drei Synchäten zwei einkernige Zellen entsprechen, die aber nicht zu den Hauptzellen gehören. Wir haben also bei allen vier Synchäten insgesamt 34 Zellen bzw. Kerne vor uns, die den Magen aufbauen. Außen liegen ihm zahlreiche Muskel- oder Ganglienkerne an, die sich namentlich am unteren Ende anhäufen. Bei *S. balt.* zählte ich unten neun Kerne, die eine Größe von 2 μ haben. An den Seiten des Magens von *S. triophthalma* liegen je 14 Kerne, am unteren Ende 13.

Der Magen erscheint, wenn er nicht übermäßig gefüllt ist, durch die sich vorwölbenden Zellen als ein traubenförmiges Organ. Die Lage der Hauptzellen ist ganz konstant und symmetrisch. Ihre Größe beträgt bei *S. grimp.* etwa 17 : 25 μ, bei *S. triophth.* etwa 11 : 14 μ. Bei *S. balt.* und *S. tav.* habe ich verschiedene Zellen gemessen — bei den vorhin genannten Synchäten sind sie natürlich auch nicht alle von gleicher Größe — und fand bei *S. balt.* für die kleinste Zelle 10 : 18 μ, für die größte 21 : 25 μ (Abb. 44 und 47, *mgz*) und bei *S. tav.* 7 : 13 μ und 15 : 19 μ. Nach dem Intestinum zu platten sie sich etwas ab.

Die Zellen werden von vacuolisiertem Plasma ausgefüllt (Abb. 48 bis 50, 54). Während des Verdauungsprozesses fixierte Tiere zeigen im Schnittbild die Magenzellen vollgepfropft mit Verdauungs- und Fetteinschlüssen, die eine kugelige Form haben und sich bei der Behandlung mit Hämatoxylin nach Heidenhain, Eosin und Lichtgrün eosinrot, dunkelrot bis schwarz oder grün färben (Abb. 53, *ssmg*). Beim lebenden Tier sind diese Einschlüsse von derselben Farbe wie der Mageninhalt: gelblich-braun. Auf ihrer Innenseite tragen die Hauptzellen lange, äußerst feine Wimpern, die die aufgenommene Nahrung in dauernder Rotation halten und sie allmählich zu einer Kugel formen.

Die Kerne der Hauptzellen liegen der Wandung, meistens der äußeren, an. Sie sind leicht oval und messen bei *S. grimp.* 3,5 : 4,2 μ, bei *S. balt.* 3,5 : 4,9 μ, bei *S. tav.* 3 μ und bei *S. triophth.* 2,8 μ. Ihr chro-

matischer Nucleolus hat bei *S. grimp.* und *S. balt.* einen Durchmesser von 2,1—2,8 μ und bei *S. tav.* und *S. triophth.* von 1,4—2,1 μ.

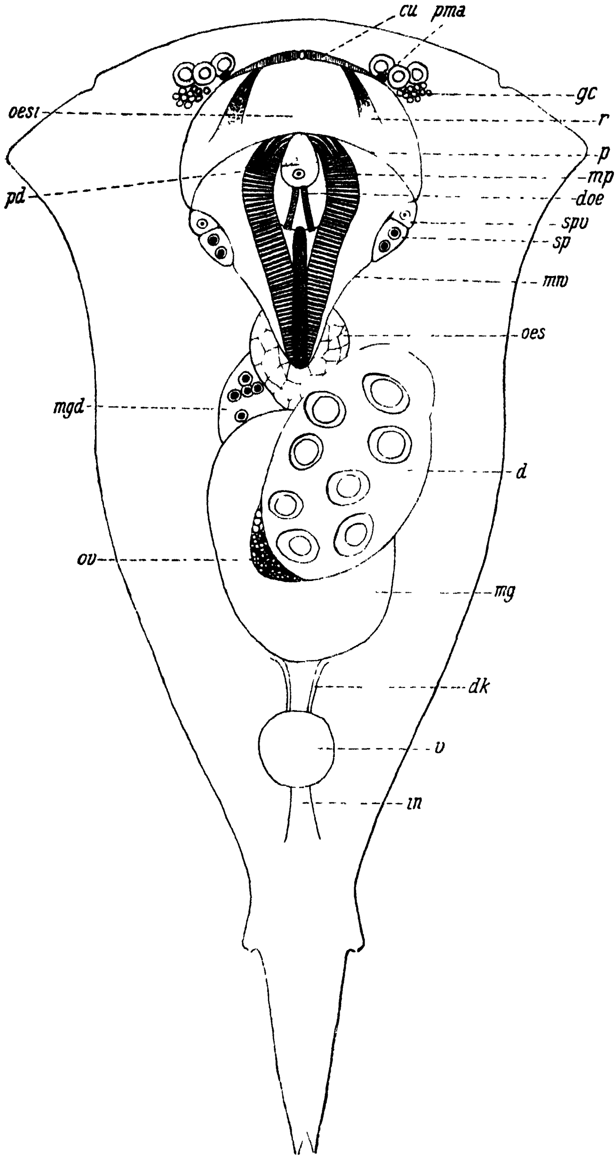


Abb. 43. *S. grimp.* Ventralansicht der inneren Organe.

Die dem Magen außen anliegenden Belegzellen sind kleiner als die gewöhnlichen Magenzellen (Abb. 48, 54, *bz*). Je eine befindet sich an

den Lateralseiten, ungefähr in der Mitte des Magens. Beim ungefärbten Tier fallen sie nicht weiter auf, auch wölben sie sich kaum weiter vor

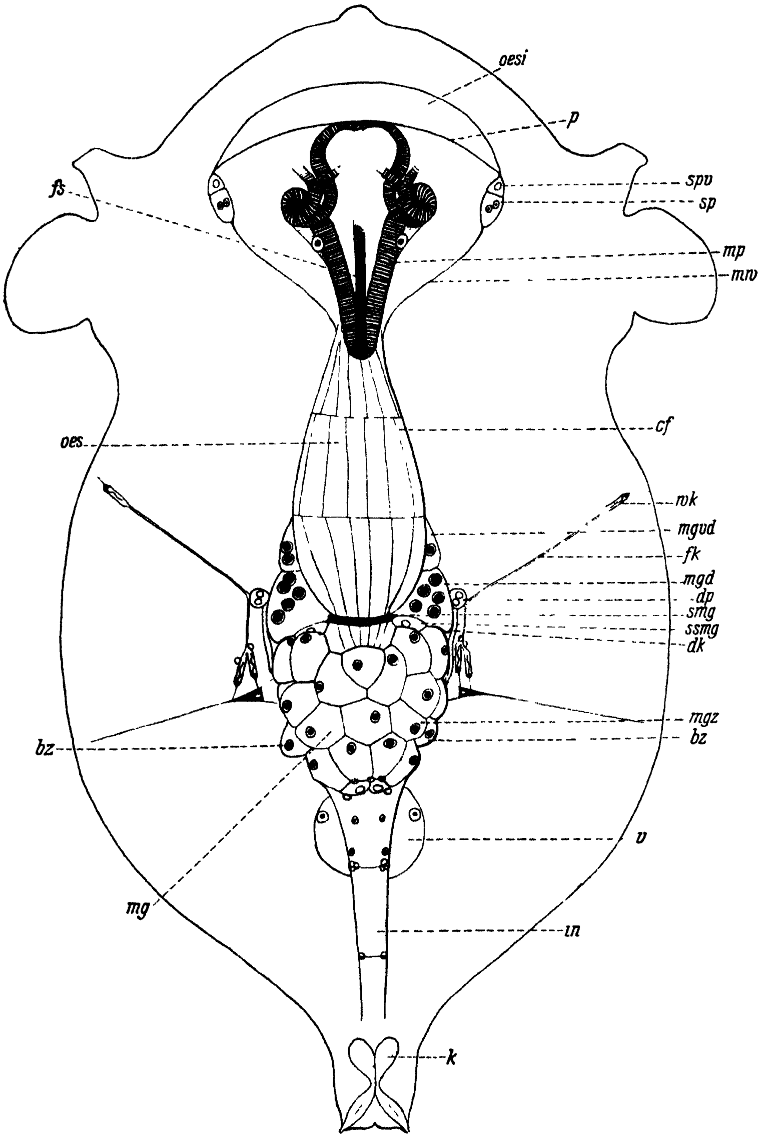


Abb 44. *S. balt.* Dorsalansicht der inneren Organe.

als die übrigen Zellen. Auf mit Alauncarmin oder Hämatoxylin behandelten Präparaten heben sie sich jedoch durch ihr auffallend dunkel

gefärbtes Plasma hervor, das genau so dunkel ist wie das der Magendrüsen. Inmitten dieses dichten Plasmas liegt ein Kern, der etwas kleiner ist als die Kerne der Hauptzellen. Er mißt bei *S. grimp.* 3,5 μ, sein Nucleus 2 μ. Belegzellen sind von DE BEAUCHAMP und MARTINI auch bei *Hydatina* (fünf auf der Dorsalseite des Magens) und von NACHTWEY bei *Asplanchna* (zehn) gefunden worden. Ihre Funktion ist jedoch unbekannt.

Für die Frage nach der Herkunft der Darmmuscularis ist noch das zweikernige Syncytium von *S. grimp.* und die beiden einkernigen Zellen der anderen Synchäten, die direkt unter den Magendrüsen liegen, von Wichtigkeit. Bei *S. grimp.* bildet das Syncytium, dessen Plasma dichter ist als das der Magenzellen, einen geschlossenen Ring (Abb. 48. 49, *ssmg*), durch den der Oesophagus in den Magen einmündet, also einen Teil der Darmwandung. An der Innenseite bildet das Syncytium einen ringförmigen, im Querschnitt ovalen Muskel: den Magensphincter (*smg*). Er ist glatt, etwa 2 : 2,8 μ dick und weist in der Mitte einen dunkleren festeren Strang auf. Die beiden Kerne an den Seiten des Syncytiums sind leicht oval und 1,8 : 2,1 μ groß. Da sie nur einen sehr kleinen oder überhaupt keinen Nucleolus haben, kann man sie im Gegensatz zu den großen Magenzellkernen leicht übersehen. Bei den anderen Synchäten ist der Magensphincter (*smg*) aus dem Syncytium herausgetreten. W i r h a b e n h i e r a l s o i n n e r h a l b e i n e r G a t t u n g e i n s c h ö n e s B e i s p i e l d a f ü r, w i e e i n M u s k e l s i c h v o n s e i n e r M a t r i x e n t f e r n t. Außerdem hat sich das Syncytium in zwei Zellen (*ssmg*) geteilt, die jederseits unter den Magendrüsen liegen (Abb. 53). Die Kerne gleichen denen von *S. grimp.*

Das Syncytium ist bei *S. grimp.* wimperlos, bei den entsprechenden Zellen der drei anderen Synchäten möchte ich eine Bewimperung der Innenfläche annehmen, da sie, wie Abb. 53 zeigt, auch in der Verdauungsfunktion den übrigen Magenzellen angeglichen sind.

Diese Tatsache zeigt, wie schwer sich bei Radertieren eine Grenze zwischen Darmepithelzellen und Zellen der Darmmuscularis ziehen läßt, und daß ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden, wie ihn DE BEAUCHAMP annimmt, sehr wahrscheinlich ist.

LEHMENSICK erwahnt bei *S. pectinata* auch einen Magensphincter, der aber über den Magendrüsen liegt (s. auch seine Abb. 21, 30). Sollten die beiden Bildungszellen, wie bei *S. balt.*, *S. tar.* und *S. triophth.*, auch am Eingang des Magens vorhanden sein, wovon LEHMENSICK allerdings nicht spricht, so hätte sich der Sphincter also noch weiter von ihnen entfernt. Man müßte daher, wenn man unsere Synchaten in sein »Schema zur Ableitung der Verhältnisse des Verdauungstractus bei *Asplanchna priodonta* von einem normalen Rädertierdarmkanal (Fig. 31)« einreihen will, sie zwischen *Notommata* und *S. pec-*

tinata stellen; und zwar zuerst *S. grimp.*, dann die drei anderen Synchäten. Dafür spricht auch der ganze Bau des Magens.

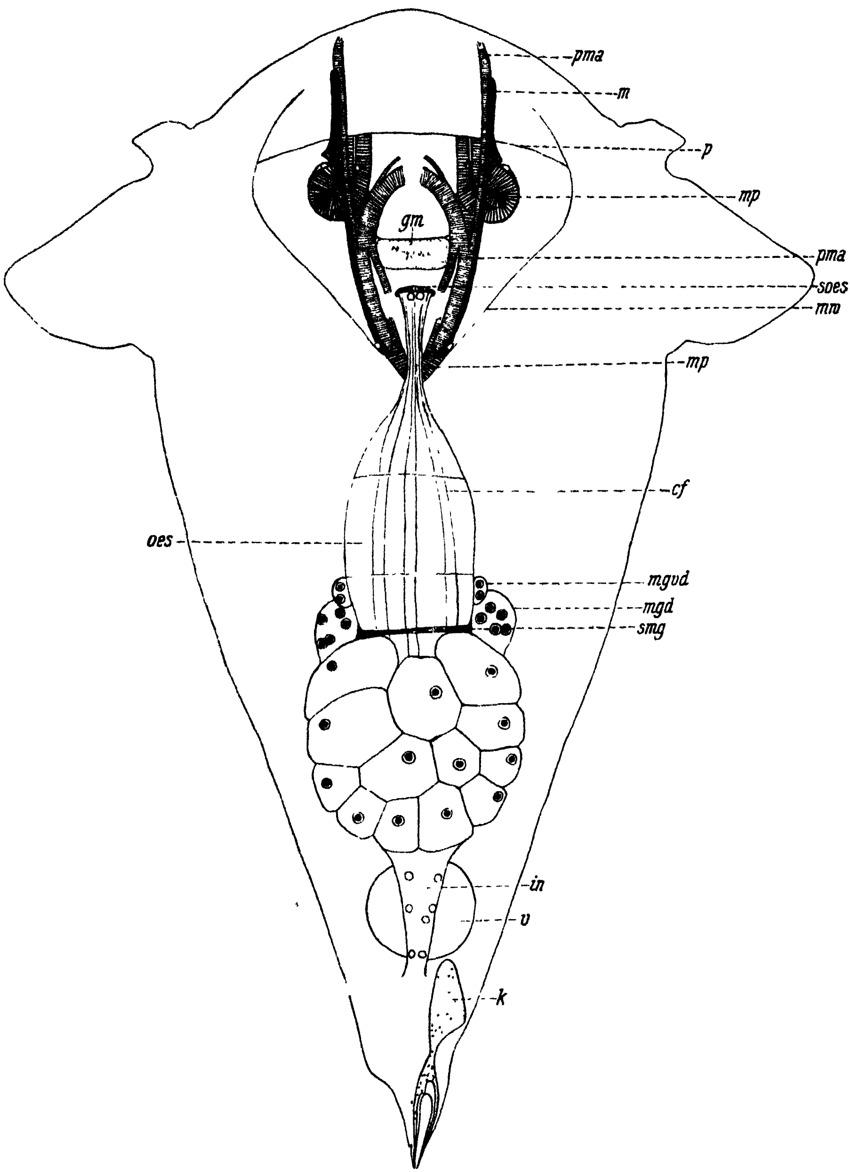


Abb. 45. *S. trioph th.* Dorsalansicht der inneren Organe.

Der Magensphincter verhindert, daß bei den energischen Kontraktionen des Magens dessen Inhalt wieder in den Oesophagus zurückge-

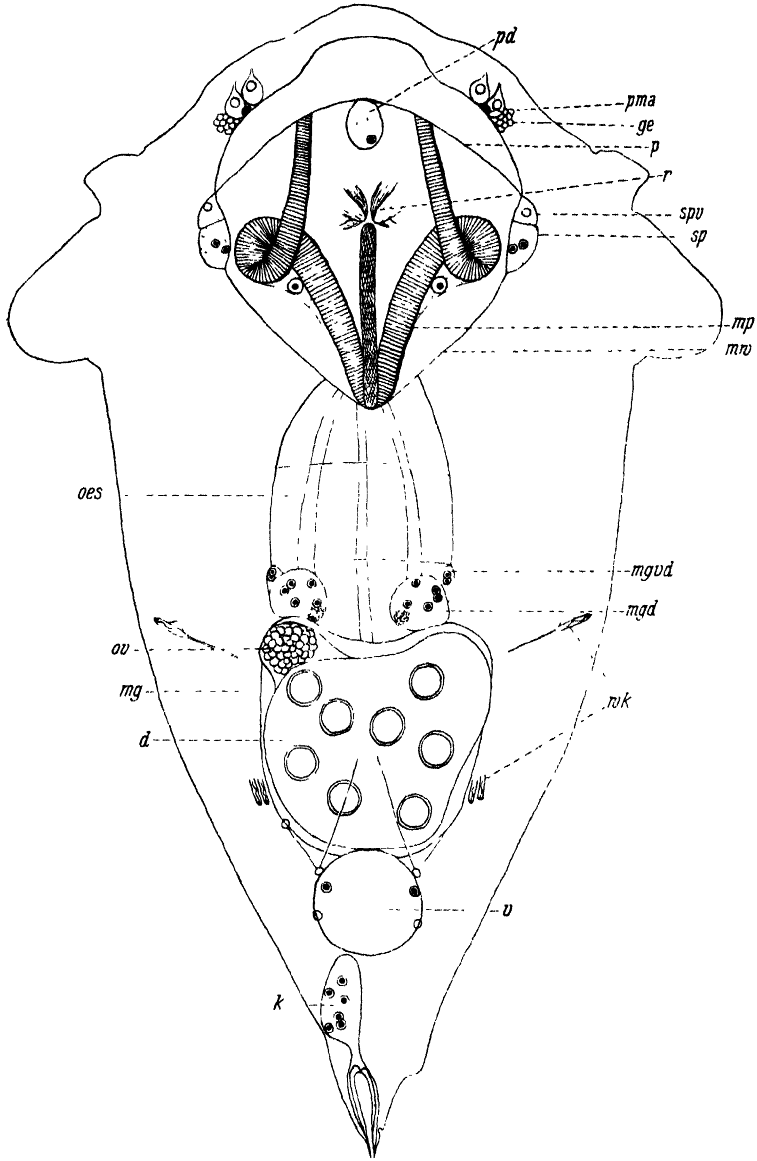


Abb. 46. *S. triophth.* Ventralansicht der inneren Organe.

preßt wird. Doch zuweilen kann man auch das beobachten. Die Kontraktionen werden durch ein Netz feinster Muskelfasern, das dem Magen außen anliegt, hervorgerufen (Abb. 48, 50, 54, *fi*). Die Fibrillen

verlaufen hauptsächlich in den Einbuchtungen zwischen den Zellen und häufen sich am unteren Ende des Magens, das keinen speziellen Sphincter besitzt. Diese Muscularis stellte ja auch bereits LEHMENSICK fest.

8. Magendrüsen.

Dem Magen liegen oben zu beiden Seiten etwas ventrolateral die syncytialen Magendrüsen auf und füllen die Einbuchtung zwischen Oesophagus und Magen aus. Jede Drüse besteht aus zwei Teilen, die durch eine Scheidewand getrennt sind, der eigentlichen Magendrüse (*mgd*) und der Magenvordrüse (*mgvd*). Diese liegt bei *S. grimp.* in der Mitte dorsal vor der Magendruse (Abb. 42), bei *S. balt.* darüber (Abb. 44) und bei *S. tav.* und *S. triophth.* oben dorsal davor (Abb. 45). Größe der Magendrüse: *S. grimp.* 21 : 28—35 μ; *S. balt.* 25 μ; *S. tav.* 12 : 14 bis 18 : 21 μ; *S. triophth.* 10 : 12 bis 14 : 18 μ. Die Magenvordrüsen messen — in derselben Reihenfolge der Tiere angegeben — 10 : 14 μ, 7 : 13 μ, 4 : 7 —8 : 11 μ und 5 : 7 μ.

Das Plasma der Magenvordrüsen ist nicht so dicht wie das der Magendrüsen und färbt sich daher etwas heller. Ihre Funktion ist unbekannt. Secret findet man nur in den Magendrüsen. Es tritt in Körnchenform auf und häuft sich in der Nähe der Ausmündung, die eben über dem Magensphincter liegt. Dort ist ein kleiner Hohlraum als Gang ausgebildet (Abb. 52). Die Magendrüsen sind bei allen vier Synchäten fünfkernig, die Magenvordrüsen zweikernig. Häufig findet man in der rechten Magenvordrüse, namentlich bei *S. grimp.* und *S. balt.*, nur einen Kern, mitunter auch in der linken. Meistens haben die Kerne in den beiden Magendrüsen eine symmetrische Lage zueinander. Ihre Größe ist dieselbe wie die der Magenzellkerne. Der Nucleolus ist etwas kleiner. Die Kerne der Magenvordrüsen werden nicht ganz so groß wie die der Magendrüsen.

LEHMENSICK fand bei *S. pectinata* achtkernige syncytiale Magendrusen. Vielleicht sind auch die Magenvordrusen vorhanden; denn er schreibt: »Hierzu (zu den Magendrusen) kommt jeuerseits noch eine Zelle, von der man nicht recht sagen kann, ob sie der Drüse oder dem Magen angehört. Häufig habe ich diese Zelle überhaupt nicht nachweisen konnen.« Es ist auch möglich, daß LEHMENSICK mit diesen »Zellen« die Bildungszellen des Magensphincters gesehen hat, die, wie ich schon fur unsere vier Synchaten ausführte, schwieriger aufzufinden sind. NACHTWEY spricht von einer kleinen Anhangszelle, »die meist bei älteren Tieren fehlt«.

Vergleicht man die Gesamtzahl der Kerne von Magen, Magendrüsen und -vordrüsen unserer vier Synchäten und der Kerne von Magen und Magendrüsen bei *S. pectinata*, so ergibt sich in allen Fällen die Zahl 48

(die Asymmetrie in den Magenvordrüsen außer acht gelassen!). Diese 48 Kerne verteilen sich folgendermaßen:

	Die vier Salzwassersynch.	*S. pectinata*
Magenzellen	30	32
Belegzellen	2	
Bildungssyncytium oder -zellen des Mag. sphinct.	2	
Magendrüsen	10	16
Magenvordrüsen	4	

An dieser Stelle sei mitgeteilt, daß die Magendrüsen und -vordrüsen von *S. curvata* in ähnlicher Weise wie bei *S. balt.* angeordnet sind. Sie ziehen sich nur viel weiter am Oesophagus nach oben empor: etwas über seine oberste Ringmuskelfaser. Auch dort findet man häufig in der rechten Magenvordrüse nur einen Kern.

9. Intestinum.

Der Magen geht ohne Übergang ins Intestinum (*in*) über, das ein syncytiales, enges Rohr darstellt. Nur bei *S. triophth.* ist es bewimpert.

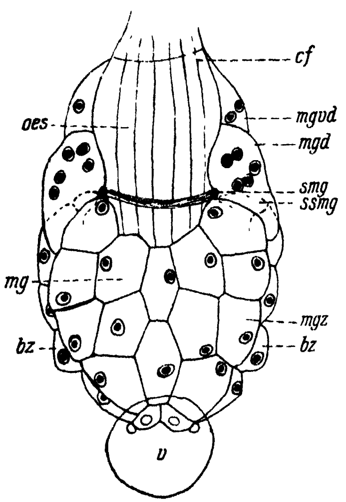


Abb. 47 *S. balt.* Magen mit Magendrüsen und -vordrüsen von ventral.

Der After liegt bei *S. grimp.* etwa 50 μ oberhalb der Fußwurzel und der Lateraltaster, er wird von einem glatten Muskel, dem M. retractor intestini, umfaßt, der die Form eines umgekehrten U hat (Abb. 1, *rin*). Bei *S. balt.* und *S. tav.* liegt der After unter dem Fußsphincter. Der M. retractor intestini ist hier paarig ausgebildet und spannt sich zwischen der Körperwand und der Mitte des Intestinums aus. Er ist bei der ersteren 1 μ breit und wie die Ringmuskeln quergestreift. Bei *S. triophth.* liegt die Afteröffnung etwa auf der Höhe des rechten Lateraltasters, also über dem Fußsphincter, etwa 85 μ von der Fußspitze entfernt, etwas nach links verschoben. Der paarige M. retractor intestini zeigt wahrscheinlich, wie bei *S. grimp.*, *S. tav.* und die Ringmuskeln, keine Querstreifung. Länge des Intestinums in der Ruhelage: *S. grimp.* und *S. balt.* etwa 100 μ — bei *S. balt.*

habe ich auch nur 40 μ gemessen —; *S. tav.* 32 μ; *S. triophth.* 14—21 μ. An Breite mißt es 10 μ, 17—25 μ, 4—9 μ und 7 μ.

An Kernen liegen in der Wandung bei *S. grimp.* zehn auf der Dorsal- und sechs auf der Ventralseite. *S. balt.* besitzt vier und *S. triophth.* sieben Kerne, die bei beiden eine Größe von 1,8 μ haben. Der Nucleolus ist nur klein.

Ins Intestinum münden von der Ventralseite der Oviduct und in einem Abstand von 5 μ davon — gemessen bei *S. tav.* — die Harnblase. Auf eine Contractilität und eine daraus zu folgernde Muskulatur habe ich nicht geachtet. Ich kann nur sagen, daß bei *S. balt.* zwei Ringmuskelfasern vorhanden sind.

LEHMENSICK stellt bei dem »ziemlich kurzen Enddarm« von *S. pectinata* peristaltische Bewegungen fest. »Die Faces gelangen bei der Entleerung direkt ins Freie, ohne erst das Lumen des Enddarmes zu passieren. Das wird dadurch erreicht, daß der Magendarm innerhalb des Enddarmes an den Mundungen des Uterus und der contractilen Blase vorbei bis zum After vorgeschoben werden kann.« Bei unseren Synchaten ist das nicht der Fall.

An dieser Stelle möchte ich ein zweikerniges, dorsal vom Intestinum bei *S. grimp.* gelegenes Syncytium erwähnen (Abb. 1, 3, 14, *sin*). Es ist von ovoider Gestalt und liegt in einer Integumentfalte, die durch den siebenten Ringmuskel hervorgerufen wird. Seine Größe beträgt 12 : 17 μ. In dem sehr dichten Plasma liegen zwei 3,5 μ große Kerne. Seine Funktion ist unbekannt.

f) Das Excretionssystem und seine Muskulatur.

I. Protonephridien.

Die Protonephridien sind paarig und bestehen aus einem Capillarteil mit den Wimperkölbchen und einem Drüsenteil. Dieser ist eng mit der Wand des Magens und der Magendrüsen verbunden, wie bereits LEHMENSICK bei *S. pectinata* feststellte.

Der Drüsenkanal (Abb. 12, *dk*) von *S. grimp.* besitzt einen Durchmesser von etwa 2—3 μ und verläuft an den Lateralseiten des Magens nach oben bis auf die Magendrüsen, wo er eine Aufknäuelung bildet. Dann zieht er neben dem aufsteigenden Ast wieder nach unten, macht etwa in der Mitte des Magens eine Schleife auf dessen Dorsalseite, läuft seitlich am Intestinum herab und mündet schließlich auf der Dorsalseite in die Harnblase. Der Flimmerkanal des Capillarteils (*fk*) ist als zartes, kaum halb so dickes Röhrchen ausgebildet. Er setzt bei den Magendrüsen am Drüsenkanal an. Dort hat sich das Plasma des Drüsenteils zu einem rundlichen Gebilde (*dp*) angehäuft und besitzt zwei 2 μ

große Kerne. Der Flimmerkanal teilt sich gleich in zwei Äste. Der längere aufsteigende Ast endet auf der Höhe des dritten Ringmuskels, dicht unter der Körperwandung außerhalb vom Lateralretractor mit zwei Wimperkölbchen (*wk*).

Die Wimperkölbchen sind cylindrisch, etwa 7—11 μ lang und 2—3 μ breit. Am Vorderende sitzt eine kleine, 2 μ dicke Plasmakappe, in der das Membranell wurzelt. Gleichzeitig dient diese Haube als Ansatzpunkt des Aufhängebandes. Ein Wimperkölbchen ist an einem Faden befestigt, der in gestrecktem Zustand des Tieres auf der Höhe des dritten Ringmuskels am Dorsalretractor ansetzt, schräg aufwärts nach der Ventralseite zieht und dort in der Höhe des dritten Teilmuskels vom Sphincter coronae am schräg ventralwärts verlaufenden Lateralretractor inseriert (Abb. 3, *ahb*). Das andere Wimperkölbchen

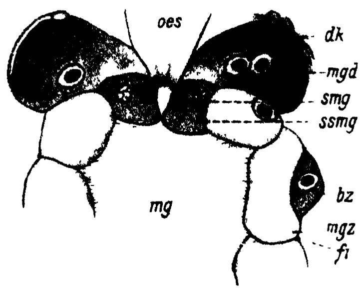


Abb. 48. *S. grimp.* Frontalschnitt durch den oberen Teil des Magens mit Magensphincter.

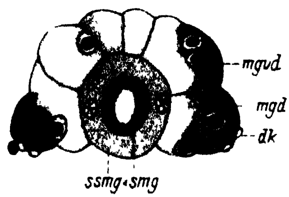


Abb 49. *S. grimp.* Querschnitt durch den oberen Teil des Magens mit Magensphincter.

hängt frei. Durch diese Befestigung an Muskeln, die sich doch dauernd kontrahieren und erschlaffen, werden die Wimperkölbchen fortwährend bewegt.

Der absteigende kurze Ast des Flimmerkanals entfernt sich nicht weit vom Magen. Kurz bevor er sich — etwa in der Mitte des Magens — in die beiden Wimperkölbchen gabelt, weist er eine Plasmaanhäufung auf. Das obere Wimperkölbchen ist an einem Aufhängeband befestigt, das auf der Höhe des vierten Ringmuskels am Dorsalretractor ansetzt. Das untere ist ebenfalls aufgehängt. Ich konnte den Verlauf des Bandes aber nicht genau feststellen. Es inserierte ebenfalls am Dorsalretractor und schien nach der Ventralseite hinüberzulaufen. Alle Wimperkölbchen beschränken sich also auf die mittlere Körpergegend.

Die Anordnung und Größenverhältnisse der Protonephridien bei *S. balt.* sind ungefähr dieselben wie bei *S. grimp.* Aus einer Schnittserie schließe ich, daß auch die Schleife des Drüsenkanals auf die Dorsalwand

des Magens besteht. Ein Unterschied liegt darin, daß nur ein Wimperkölbchen am oberen Ast des Flimmerkanals vorhanden ist. Dieser Teil des Kanals mißt etwa 50 μ, der absteigende Ast 21 μ. Die Lage der Wimperkölbchen und Aufhängebänder im Verhältnis zu den Ringmuskeln ist natürlich nicht dieselbe wie bei *S. grimp.* Die Protonephridien von *S. tav.* und *S. triophth.* ähneln sehr denen von *S. balt.* Die Schleife über dem Magen habe ich aber nicht beobachtet. Bei *S. tav.* erreicht die plasmatische Anschwellung des Drüsenteils eine Größe von 6 : 11 μ. Der Drüsenkanal hat einen Durchmesser von 2 μ, der Flimmerkanal ist 0,7—1 μ dick, seine vordere Abzweigung etwa 42 μ lang. *S. curvata* hat ebenso wie *S. grimp.* auf jeder Seite zwei Paar Wimperkölbchen. LEHMENSICK gibt bei *S. pectinata* dieselbe Anzahl an, stellt jedoch den Verlauf der Kanäle falsch dar. Obgleich er im Querschnitt zwei Lumina gesehen hat, läßt er den Kanal auf den Magendrüsen blind endigen.

2. Harnblase.

Die Harnblase (*v*) liegt ventral vom Intestinum, und zwar bei *S. grimp.* ungefähr in dessen Mitte, bei den anderen drei Synchäten gleich unter dem Magen. Die Drüsenkanäle der Protonephridien münden bei *S. grimp.* ohne weiteres hinein; bei *S. balt.* (Abb. 56, *dk*), *S. tav.* und *S. triophth.* machen sie noch einige Windungen in der Blasenwand. Diese ist bei allen vier Synchäten ein zweikerniges Syncytium. Die Kerne haben bei *S. grimp.* und *S. balt.* eine Größe von 3,5 : 4,9 μ, bei *S. tav.* von 2,8 : 3,5—4,2 μ und bei *S. triophth.* von 2,1 μ. Der Nucleolus ist in allen Fällen nur klein (1,4 μ).

Im gefüllten Zustande beträgt der Durchmesser bei *S. grimp.* und *S. balt.* 24—28 μ, bei *S. tav.* und *S. triophth.* 14—21 μ. Bei *S. tav.* habe ich auch bis zu 28 μ gemessen.

Der Blase liegt außen ein Muskelnetz auf, das sie in mehr oder weniger regelmäßigen Zeitabständen zu einem unförmigen Wulst zusammenzieht und sie so durch einen ganz kurzen Gang ins Intestinum entleert. Zwei Paar Muskelkerne sind vorhanden, die bei *S. grimp.* und *S. balt.* etwa 2,8 μ, bei *S. tav.* und *S. triophth.* etwa 2,1 μ groß sind. — Bei *S. grimp.* gehen von den Ventralretractoren ein Paar Aufhängebänder an die Blase, bei *S. triophth.* spannt sich ein ähnliches Paar zwischen Blase und ventraler Körperwand aus.

Die Entleerungsintervalle betragen bei *S. grimp.* 4—6 Minuten, bei *S. balt.* 1—3 Minuten; bei *S. triophth.* zeigten sich starke Verschiedenheiten, bei einem Tier 1 bis 4 Minuten, einem anderen $1^1/_2$—$3^1/_2$, einem dritten Tier 6—7 Minuten. Mitunter kontrahiert sich die Blase nur teilweise.

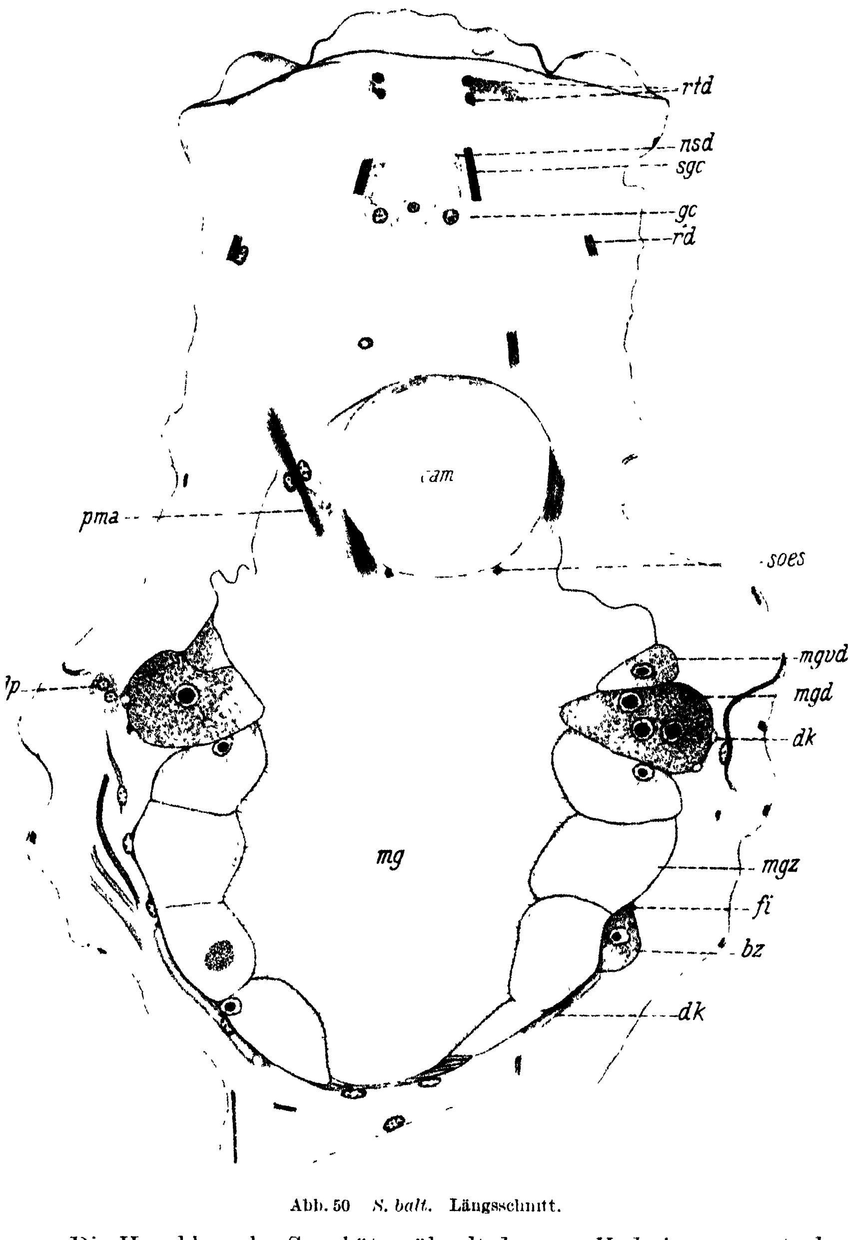


Abb. 50 *S. balt.* Längsschnitt.

Die Harnblase der Synchäten ähnelt der von *Hydatina senta* stark. Die Drüsenkanäle machen auch hier in der Wandung, die auch aus einem zweikernigen Syncytium besteht, mehrfache Windungen. Das Muskelnetz ist wie bei *Asplanchna priodonta* zweikernig.

g) Genitalapparat.

1. Dotterstock.

Der Dotterstock liegt ventral vom Magen. Bei *S. grimp.* ist er etwas quergestellt und ragt über den Magen heraus. Im übrigen ist seine Form rundlich und in dorsoventraler Richtung abgeplattet. Seine Größe beträgt bei *S. grimp.* 52 : 91—59 : 93 μ, bei *S. balt.* 63 : 90 μ, bei *S. tav.* 35 : 45—63 : 90 μ und bei *S. triophth.* 38 : 42 μ.

Die acht Kerne (bei *S. tav.* sehr selten sieben oder neun) sind untereinander nicht gleich groß. Einige sind oval, andere rund. Sie messen bei *S. grimp.* (in Klammern dahinter ist die Größe des Nucleolus angegeben): 10 : 14 (7)—14 : 21 (10 : 14) μ, bei *S. balt.* 5,6 (3,5)—14 : 21 (10 : 12) μ, bei *S. tav.* 4,9 (2,8)—15 : 20 (8 : 13) μ und bei *S. triophth.* etwa 8,4 (7) μ.

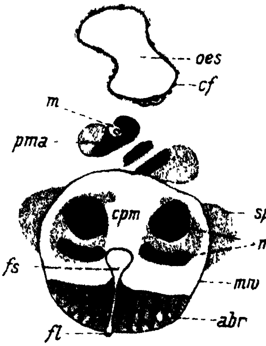


Abb. 51. *S. grimp.* Querschnitt durch Oesophagus und Mastax unter dem Mastaxganglion.

Ebenso wie bei *Asplanchna* (NACHTWEY), weist der Nucleolus der Dotterstockkerne nicht immer eine homogene Beschaffenheit auf. Namentlich bei den großen Nucleolen befinden sich im Innern dieselben »hellen, fast ungefärbten, knollenförmigen Körper« (Abb. 55). »Es liegt offenbar die Verbindung von ‚Plastin' und ‚Chromatin' zu einem ‚chromatischen Nucleolus' (HERTWIG) oder ‚Amphinucleolus' (WALDEYER) vor.« An der deutlich hervortretenden Kernmembran liegen zahlreiche chromatische Partikel. Das Plasma des Dotterstockes ist äußerst dicht und feinkörnig. Es färbt sich von allen Organen am schnellsten. Zuweilen liegen zahlreiche Vacuolen in ihm. Bei *S. triophth.* liegen jederseits vom Dotterstock acht bis zehn ganz schmale Kerne. Vielleicht liegen sie in der Wandung des Oviducts.

2. Keimstock und Oviduct.

Der Keim- oder Eierstock (*ov*) befindet sich rechts oben vom Dotterstock, nur bei *S. grimp.* wegen der Querstellung des Dotterstockes rechts unten. Es ist ein syncytiales, dem Dotterstock kappenartig aufsitzendes Gebilde, das vor der Geschlechtsreife von Kernen dicht erfüllt ist. Seine Größe beträgt bei *S. grimp.* 10 : 35 μ, bei *S. balt.* 18 : 27 μ, bei *S. tav.* 8 : 14—14 : 16 μ und bei *S. triophth.* 10 : 14 μ.

Die Kerne liegen namentlich an der Außenwandung. Ihre Zahl beträgt bei *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. tav.* 32. Bei *S. triophth.* habe ich als

Höchstzahl nur 24 gefunden. Wahrscheinlich aber waren schon bei allen daraufhin untersuchten Tieren reife Eier abgegeben worden, so daß die Zahl 32, die NACHTWEY auch für *Asplanchna* angibt, ebenfalls für *S. triophth.* zutrifft.

Die Kerngröße ist bei allen Synchäten 2,1 μ, nur bei *S. tav.* fand ich auch kleinere, 1,4—2,1 μ messende Kerne. Bei ein und demselben Tier sind sie jedoch untereinander gleich. Eine ungleiche Größe (PLATE und NACHTWEY) habe ich nicht festgestellt — außer wenn ein Kern schon in der Entwicklung begriffen war.

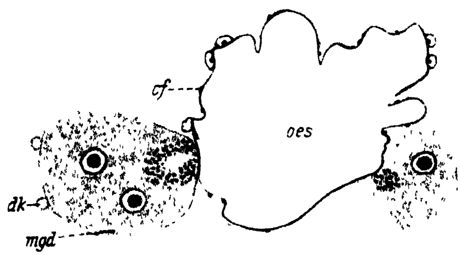


Abb 52.

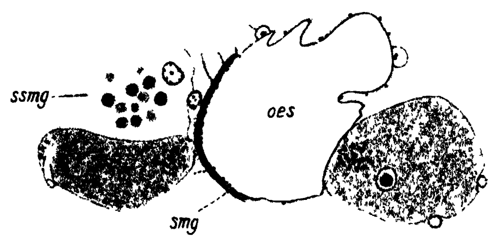


Abb 53

Abb. 52 und 53. *S. balt.* Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch Magendrüsen, Oesophagus und Oesophagussphincter.

Die Kerne erscheinen als helle Bläschen, die von »Kernkappen« (ERLANGER und LAUTERBORN) oder Membrankörpern (*mk*) (STORCH, NACHTWEY) schalenartig umgeben werden (Abb. 55).

Außer den 32 Ovarkernen sind bei *S. grimp.* noch vier, bei *S. balt.* und *S. tav.* noch je zwei konstante, etwas größere Kerne zu nennen. Sie messen bei *S. grimp.* 3,5 μ, bei *S. balt.* 2,1 : 3,5 μ (Abb. 55) und bei *S. tav.* 2,5 μ. Der Nucleolus ist nur sehr gering entwickelt. Ihre Lage ist immer konstant, nämlich in der linken oberen Ecke des Ovarplasmas am Dotterstock, also entgegengesetzt dem Ovarkern, der sich zuerst mit Plasma und einer Membran umgibt und zum Ei wird. Ob sie auch mit zur Eibildung herangezogen werden, kann ich nicht sagen; jedenfalls waren sie nach Ablage vieler Eier noch vorhanden.

Den von LEHMENSICK bei *S. pectinata* entdeckten Nährkanal habe ich auch bei *S. grimp.* und *S. balt.* gefunden (bei den anderen Arten wohl gleichfalls vorhanden). Die Befunde dieses Autors kann ich voll bestätigen. Der Nährkanal entspringt immer in der Nähe des Ovars (Abb. 55).

Dotterstock, Ovar und ein eventuell vorhandenes Ei werden von einer äußerst zarten Membran umschlossen, die sich den Organen so eng anschließt, daß sie darüber nicht nachzuweisen ist. Unter dem Dotterstock geht diese Membran in einen Gang, den Oviduct, über, der bei *S. tav.* etwa 5 μ vor dem Harnblasengang von der Ventralseite ins Intestinum einmündet.

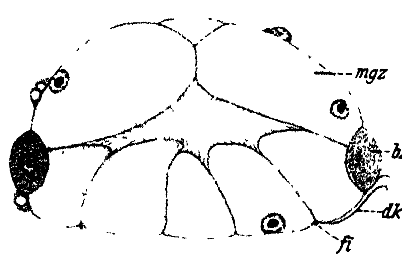


Abb. 54. *S. balt.* Querschnitt durch den Magen mit Belegzellen

Die abgelegten Eier werden in der Ein- oder Zweizahl von vielen Synchäten mit herumgetragen, und zwar bei *S. grimp.* auf der Dorsalseite in der Einbuchtung des Afters; bei *S. triophth.* ist ein besonderer Eistiel, auf dem das Ei sitzt, dorsal, 10 μ von der Zehenspitze entfernt, vorhanden. Er muß dort befestigt werden, wenn sich der Fuß beim Heraustreten des Eies aus der Cloake nach der Dorsalseite bis zur Cloake einkrümmt. Er ist 7 μ lang und 1 μ dick. Die Subitaneier sind oval und haben bei *S. grimp.* eine Größe von 90 : 117 μ, bei *S. balt.* von 88 : 109 μ (nach ROUSSELET), bei *S. tav.* von 63 : 77 und bei *S. triophth.* von 56 : 63—64 : 81 μ. Bei der letzteren haben ROUSSELET 58 : 75 μ und LAUTERBORN 58 : 72—60 : 75 μ gemessen. Die Eierlänge ist also ein Viertel der Körperlänge.

h) Leibeshöhle.

Die Leibeshöhle ist namentlich bei *S. balt.* und *S. grimp.* sehr geräumig und mit einer wasserklaren Flüssigkeit angefüllt, in der einzelne Zellen, »Amöbocyten« nach NACHTWEY, herumschwimmen. Diese Amöbocyten sind an äußerst feinen Fäden am »Eingeweide« und an den Muskeln befestigt, so daß sie mit diesen dauernd hin- und herbewegt werden. In ihnen liegen sehr wahrscheinlich die blauen oder violetten Excretkörner, die wir namentlich bei *S. balt.*, weniger häufig bei *S. grimp.* antreffen. Diese Kugeln sind 1,4—5,6 μ groß. Sie liegen einzeln oder zu Klumpen zusammengeballt namentlich an den Drüsenkanälen der Protonephridien auf den Magendrüsen, ferner an den Speicheldrüsen,

unter dem Kopf und an den Lateralmuskeln. Bei *S. grimp.* habe ich öfters eine größere runde Amöboidzelle, die 28 μ im Durchmesser maß, oben am Lateralmuskel gesehen. Amöboide Bewegungen, wie sie NACHTWEY besonders an *Asplanchna* und auch bei *Synchaeta*-Arten festgestellt hat, habe ich nicht beobachtet. Wahrscheinlich sind aber solche vorhanden; sie verlaufen nur nicht so schnell.

i) Muskulatur.

1. Sphincter coronae und Fußsphincter.

Als Sphincter coronae faßt man die Muskeln zusammen, die den Körper oben zwischen Wimperkranzmatrix und Dorsaltaster ringförmig umgeben. Bei den Synchäten setzt er sich aus drei einzelnen, untereinander mehr oder weniger verbundenen Ringmuskeln zusammen, die

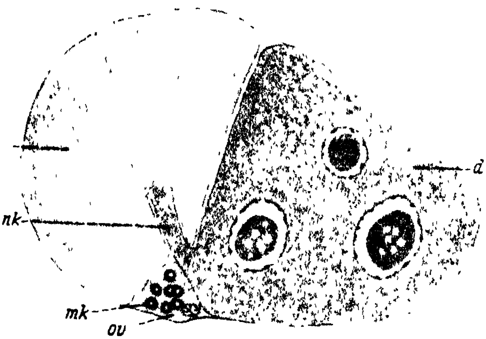


Abb. 55. *S. balt.* Querschnitt durch Dotterstock, Ovar und Ei mit Nahrkanal.

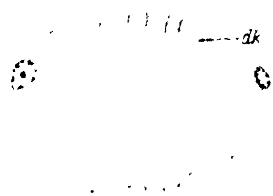


Abb. 56. *S. balt.* Längsschnitt durch die Harnblase.

besonders deutlich bei *S. grimp.* und *S. triophth.* hervortreten (*sc I–III*). Den Eindruck eines Muskels macht der Sphincter coronae am meisten bei *S. balt.* und *S. tav.* Er ist bei allen Synchäten quergestreift und läuft dicht unter der Hypodermis, mit der er verwachsen ist, entlang. An einigen wenigen Stellen verbreitern sich die Teilmuskeln etwas und inserieren noch an der Cuticula. Der erste Teilmuskel läuft immer an den Lateralseiten über die Wimperohren. Bei *S. grimp.* und *S. tav.* gabelt er sich dort. Ventral geht je eine Abzweigung von ihm nach oben, die sich parallel der Matrix entlangzieht. Der zweite Teilmuskel verläuft immer direkt unter den Wimperohren. Bei *S. grimp.* (Abb. 1—3) ist der Abstand zwischen den einzelnen Teilmuskeln auf der Dorsalseite etwa 20 μ, auf der Ventralseite zwischen dem ersten und zweiten etwa 28 μ und zwischen dem zweiten und dritten Teilmuskel 14—18 μ. Die Breite der einzelnen Muskel beträgt nur 0,7—1,5 μ. Nur dorsal in der

Mitte verbreitern sich der erste und zweite Teilmuskel. Sie weisen dort häufig Längsspalten auf. Der erste Teilmuskel ist auf der Ventralseite nicht geschlossen, ebenfalls nicht ein Gabelungsast des zweiten Teilmuskels darunter. Beim dritten Teilmuskel, der den Körper auf der Höhe des Dorsaltasters umgibt, besteht dorsal eine Lücke. Ventral ist ein isoliert liegendes Mittelstück, das zwei Ausläufer unten nach den Seiten aufweist, eingeschoben.

Bei *S. balt.* (Abb. 4, 5) sind die einzelnen Teilmuskeln des Sphincter coronae, die vollkommen ringförmig geschlossen sind, einander viel mehr genähert und zum Teil miteinander zu einem Muskel verwachsen, namentlich der zweite und dritte auf der Ventralseite und dorsal in der Mitte. Die beiden sind zusammen 10–14 μ breit. Der erste Teilmuskel

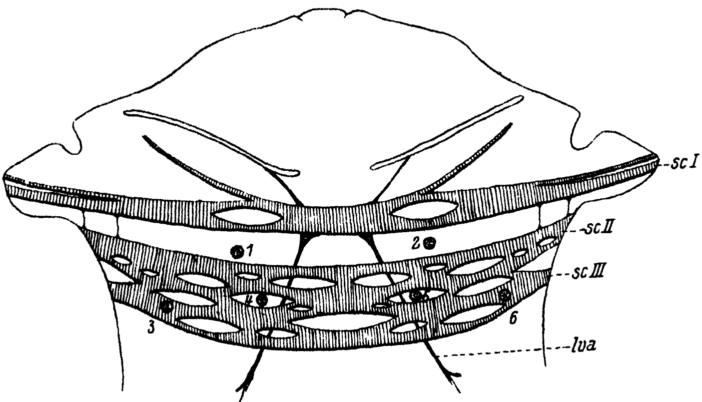


Abb. 57 *S. tav.* Sphincter coronae von ventral.

mißt dorsal 4,2 μ. Er verschmälert sich an den Lateralseiten bis auf 1,4 μ, um ventral sich allmählich wieder zu verbreitern bis auf 9,8 μ. Mit dem übrigen Teil des Sphincters ist er durch Muskelbrücken verbunden. Man findet auch hier die symmetrisch gelegenen Längsspalten.

S. tav. (Abb. 57, 58) zeigt eine ähnlich starke Entwicklung des Sphincters wie *S. baltica*. Auch hier sind der zweite und dritte Teilmuskel zu einem Muskel vereinigt, der auf der Ventralseite, zum Teil wegen der vielen Spalten, 26 μ mißt, auf der Dorsalseite nur 2,8–4,2 μ. In einem Abstand von etwa 7 μ nach oben liegt der erste Teilmuskel, der dorsal 6,3 μ und ventral 7,7 μ breit ist.

Die schwächste Entwicklung des Sphincter coronae hat *S. trioph th.* (Abb. 10, 11). Der dritte Teilmuskel ist nur ventral vorhanden. Die Breite der einzelnen Muskeln beträgt nur 0,7—1,5 μ. Der erste und zweite

Teilmuskel sind etwa 24 μ voneinander entfernt, der zweite und dritte 2—3,5 μ, an den Enden 5,6 μ. Bei den letzten drei Synchäten liegt der dritte Teilmuskel nicht auf der Höhe des Dorsaltasters, sondern darüber. Außerdem kommt zu diesen drei Teilmuskeln bei *S. grimp.* und *S. triophth.* noch ein vierter kleiner Teilmuskel (*sc IV*), der sich aber nur auf der Ventralseite erstreckt. Er ist bei *S. grimp.* 70 μ lang und 1,5 μ breit, bei *S. triophth.* 63 μ lang und 0,7 μ breit. Bei *S. grimp.* liegt er 21—31 μ unter dem dritten Teilmuskel und bei *S. triophth.* etwa 18 μ darunter.

Die größte Ähnlichkeit mit Synchäten zeigt im Bau des Sphincters *Hydatina senta.* Hier findet MARTINI ebenfalls einen mit vielen Längsspalten versehenen Sphincter coronae, der jedoch nicht erkennen läßt, daß er sich eventuell aus mehreren Teilmuskeln zusammensetzt. Er

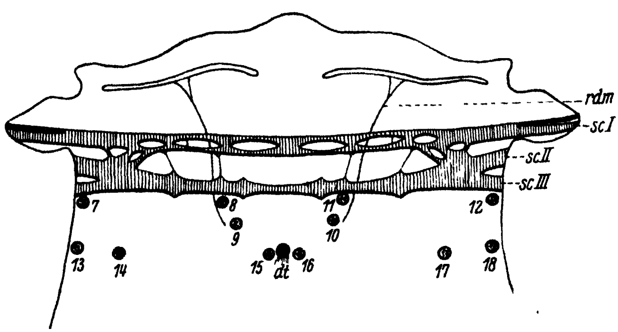


Abb. 58. *S. tav.* Sphincter coronae von dorsal.

schreibt weiter: »In der Regel finde ich den Muskel in einer flachen Falte der Cuticula gelegen, die ebenfalls ringförmig den Körper umzieht. Dabei liegt er jedoch der Cuticula nicht so fest an, daß nicht in der Seitengegend noch feine Muskelfäserchen zwischen beiden hindurchtreten könnten. Dorsal und ventral wird er in dieser Rinne noch durch ein Paar besonderer Muskelchen festgehalten, ventral besorgen dies die Endigungen des M. sphincter corporis primus, dorsal ist es ein besonderes Paar.«

Eine flache, ringförmige Falte habe ich bei den Synchäten nicht beobachtet, doch läuft auf der Ventralseite bei *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. tav.* ebenfalls ein Muskel, und zwar der M. retractor lateralis inferior (*rli*), außerhalb des ersten Teilmuskels vorbei, ein Zeichen, daß der Sphincter coronae mindestens nicht vollkommen in der Hypodermis liegt. Auch sind dorsal und ventral die homologen Muskelchen vorhanden, die den Sphincter »festhalten« sollen.

Bei *Hydatina* inseriert das dorsale Muskelpaar direkt vor und hinter der genannten Falte für den Ringmuskel. MARTINI nennt es das »Retinaculum für den M. sphincter coronae (*ms*)«. Er sieht nahe der hinteren Insertion einen Muskelkern liegen und einen feinen Schleier nach einem benachbarten Muskel abgehen, hat aber keine Innervation nachgewiesen. Es handelt sich jedoch, was schon NACHTWEY vermutete, bei MARTINIS »Muskelschleiern« wahrscheinlich um Innervationen.

Ich nenne den Muskel bei den Synchäten den M. retractor dorsalis minor (*rdm*). Er gabelt sich oben und inseriert an der Matrix. Die untere, etwas verbreitete Ansatzstelle liegt bei *S. grimp.* eben unter dem zweiten Teilmuskel des Sphincters in der Nähe der Hypodermiskerne 8 und 11, bei den drei anderen Synchäten unter dem Sphincter, und zwar bei *S. balt.* bei den Hypodermiskernen 15 und 16, bei *S. tav.* bei 9 und 10 und bei *S. triophth.* bei 11 und 14.

Der M. retractor dorsalis minor ist quergestreift und bei *S. balt.*, *S. tav.* und *S. triophth.* nur als sehr dünne, kaum sichtbare Muskelfaser ausgebildet — bei *Hydatina* 12 μ lang und $1^1/_2$ μ breit. Die Länge beträgt bei *S. balt.* etwa 60 μ, bei *S. tav.* und *S. triophth.* 35 –39 μ. Bei *S. grimp.* ist der Muskel etwas kräftiger gestaltet. Er ist nämlich 0,7 bis 1,5 μ breit und 35 μ lang. Zwischen dem ersten und zweiten Teilmuskel gibt er eine Faser medianwärts an den ersten Teilmuskel ab.

Das erwähnte ventrale Muskelpaar nennt MARTINI den »M. sphincter corporis primus (*mbl*)«, den er mit zu den drei »falschen Ringmuskeln« rechnet. Er ist zu vergleichen mit NACHTWEYS »M. dorsoventralis medius (*drm*)«. Ich bezeichne ihn bei den Synchäten als M. lateroventralis anterior (*lva*), um wenigstens die Ähnlichkeit mit dem betreffenden NACHTWEYschen Muskel auszudrücken. Die MARTINIsche Bezeichnung möchte ich nicht anwenden, da ich die Einteilung in wahre und falsche Ringmuskeln nicht machen kann. Der M. lateroventralis anterior wird bei den Lateroventralmuskeln besprochen werden.

NACHTWEY findet bei *Asplanchna* einen aus glatten Fibrillen zusammengesetzten Sphincter coronae, der keine Kerne besitzt. Er faßt ihn auf als einen »typischen kernlosen Hautmuskel, eine von der syncytialen Hypodermis entwickelte contractile Structur«. Dasselbe trifft für den quergestreiften Sphincter coronae der Synchäten zu; denn die teils zwischen, teils über den einzelnen Teilmuskeln liegenden Kerne gehören der Hypodermis an. Es sind dies bei *S. grimp.* die Hypodermiskerne 3—6 zwischen dem ersten und zweiten und 7—12 zwischen dem zweiten und dritten Teilmuskel, bei *S. balt.* 7 und 8 zwischen dem ersten und zweiten Teilmuskel, bei *S. tav.* 1 und 2 zwischen dem ersten und zweiten und 3—6 über dem vereinigten zweiten und dritten Teilmuskel und bei *S. triophth.* 6 und 7 zwischen dem ersten und zweiten

und 8 und 9 zwischen dem zweiten und dritten Teilmuskel. MARTINI erwähnt zwei »Muskelkerne« des Sphincter coronae.

Wie bei anderen Rädertieren, z. B. *Asplanchna* (NACHTWEY) und *Testudinella* (SEEHAUS), verschließt der Sphincter das Vorderende nach Retraction des Vorderendes; die Retractoren selbst entspannen sich danach und besitzen zum Teil einen geschlängelten Verlauf.

Dieselbe Funktion wie der Sphincter coronae übernimmt am entgegengesetzten Körperende der Fußsphincter (*spe*), der bisher noch bei keinem Rädertier beobachtet wurde. Bei *S. grimp.* fehlt er, da sie den Fuß niemals einzieht. *S. triophth.* weist nur einen schwachen Fußsphincter auf. Auch sie biegt den Fuß meistens nur um. Im übrigen ist der Fußsphincter quergestreift, weist wie der Sphincter coronae zahlreiche Längsspalten auf und ist 11 μ breit — gemessen bei *S. tav.*

2. Ringmuskeln.

MARTINI unterscheidet bei *Hydatina* fünf »wahre« und drei »falsche« Ringmuskeln, die alle quergestreift sind. Bei den Synchäten kann ich diese Unterscheidung nicht treffen, weil die »falschen« gar nicht vorhanden sind. Höchstens könnte man, wie vorhin schon angeführt, die Lateroventralmuskeln mit ihnen vergleichen.

Es sind bei allen vier Synchäten je sieben Ringmuskeln, M. sphincteres corporis, vorhanden (*msc* 1—7). Da sie bei *S. balt.* besonders merkwürdig ausgebildet sind, behandle ich zunächst die der drei anderen Synchäten zusammen. Sie sind bei ihnen glatt und spannen sich nur auf der Dorsalseite, zum Teil auch noch auf der Lateralseite aus.

Bei *S. grimp.* sind sie 1,5—2 μ breit (Abb. 1—3). Der erste Ringmuskel liegt 14 μ unter dem Dorsaltaster, der zweite folgt im Abstand von 10 μ und ist etwas kürzer. Bei den übrigen Ringmuskeln verbreitert sich der Abstand von vorn nach hinten immer mehr von 21 μ über 24, 28, 31 auf 38 μ. Der vierte Ringmuskel ist der längste. Er geht über die Lateralretractoren hinaus bis auf die Ventralseite Der fünfte und sechste Ringmuskel nehmen in ihrer Länge immer mehr ab, und der siebente verläuft nur noch auf der Dorsalseite. Durch ihn wird eine Falte gebildet, in der das schon erwähnte zweikernige Syncytium liegt.

Die Ringmuskeln von *S. tav.* sind 1,5 μ breit (Abb. 7—9). Der Abstand untereinander ist ungefähr gleich. Er beträgt 17—21 μ. Auch hier ist der vierte Ringmuskel am längsten. Der dritte ist fast ebenso lang, der fünfte und sechste gehen noch über die Laterallinie hinaus, und der siebente Ringmuskel erstreckt sich gerade bis zu dieser Linie. An der Insertionsstelle verbreitern sich die Muskeln auf 3,5 μ.

Der Abstand der Ringmuskeln von *S. triophth.* (Abb. 10, 11), die nur 0,7 μ breit sind, ist derselbe wie bei *S. tav.* Der erste Ringmuskel verläuft direkt unter dem Dorsaltaster. An den Enden spaltet er sich in zwei Äste auf. Am längsten ist hier der dritte Ringmuskel, der eben über die Laterallinie hinausgeht. Die übrigen Muskeln, außer dem ersten, erstrecken sich bis zu dieser Linie.

Bei *S. balt.* liegen die Verhältnisse anders (Abb. 4—6). Zunächst sind alle Ringmuskeln quergestreift. Damit stehen wir vor der interessanten Tatsache, daß innerhalb einer Gattung die Ringmuskeln einmal glatt, das andere Mal quergestreift sind. Außerdem sind die letzten fünf Ringmuskeln von *S. balt.* nicht nur ventral, sondern auch dorsal unterbrochen. Damit erinnern sie in Struktur und Anordnung an die fünf »wahren« Ringmuskeln von *Hydatina*. Der erste Ringmuskel liegt 21 μ unter dem Dorsaltaster und ist 4—6 μ breit und 63 μ lang. Der zweite Ringmuskel weist nur eine Breite von 0,7 μ auf. An den Enden sendet er eine 0,4 μ breite Abzweigung schräg auswärts nach unten bis dicht an den dritten Ringmuskel heran. Dieser besteht aus zwei Teilen: den paarigen lateralen Muskeln, die 2,8—3,5 μ breit und 77 μ lang sind, und einem dorsalen unpaaren Abschnitt, der eine Länge von 105 μ und eine Breite von nur 0,5—1 μ aufweist. Bei den übrigen vier Ringmuskeln bestehen nur die lateralen Abschnitte. Die dorsale Lücke wird nach unten zu immer kleiner; beim vierten Ringmuskel mißt sie 84 μ, beim fünften 45 μ, beim sechsten 14 μ und beim siebenten verschwindet sie fast ganz. Der vierte Ringmuskel ist an den Lateralseiten 1,5—2 μ breit. Nach beiden Enden zu verschmälert er sich auf 0,7 μ. Der fünfte Ringmuskel ist in seinem ventralen Teil besonders breit, nämlich 7 μ. Er weist dort zwei besondere Insertionsstellen auf. Nach dorsal verringert er sich dann ziemlich plötzlich bis auf 1,5 μ. Der sechste Ringmuskel spaltet sich am ventralen Ende auf. Vor der Aufspaltung mißt er 2 μ an Breite, die sich nach dorsal bis auf 0,7 μ verkleinert. Der siebente Ringmuskel scheint wegen der Körperrundung in der Mitte dorsal nach oben gekrümmt zu sein. Er ist nur als dünne Muskelfaser ausgebildet. Der Abstand zwischen den ersten sechs Ringmuskeln beträgt von oben nach unten 56, 35, 25, 28 und 32 μ. Er vergrößert sich also von der Körpermitte aus nach beiden Seiten hin.

Sämtliche Ringmuskeln aller vier Synchäten sind kernlos. Sie liegen nicht innerhalb der Hypodermis, sondern ihr an. Für einige Ringmuskeln kann man das schon beim Totalpräparat feststellen. Sie sind nämlich nicht während ihres ganzen Verlaufes mit der Hypodermis verwachsen, sondern machen dort eine Biegung nach innen, wo sich der

Lateralretractor zwischen ihnen und der Hypodermis einschiebt. Das gilt bei *S. grimp.* für den vierten, bei *S. tav.* für den dritten, bei *S. triophth.* für den zweiten und bei *S. balt.* für den dritten und vierten Ringmuskel.

Die Ringmuskeln stellen also zweifellos, wie es NACHTWEY durch entwicklungsgeschichtliche Befunde bei *Asplanchna priodonta* für die den Ringmuskeln homologen Transversalmuskeln feststellte, auch »Strukturbildungen des syncytialen Integumentes« dar. Die Transversalmuskeln haben sich dort schon weiter von der Hypodermis gelost. MARTINI stellt bei *Hydatina* auch schon eine teilweise Trennung der Ringmuskeln von der Hypodermis fest. Bei *Testudinella* schließlich sind sie reine Dorsoventralmuskeln geworden (SEEHAUS).

Im Anschluß an die Ringmuskeln soll noch ein kleines kernloses Muskelpaar erwähnt werden, das auf der Ventralseite liegt und das in derselben Richtung wie die Ringmuskeln zieht. Es ist der M. sphincter corporis ventralis (*mscv*), der nur bei *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. tav.* ausgebildet ist. Er verläuft bei *S. grimp.* auf der Höhe zwischen dem dritten und vierten Ringmuskel, bei *S. balt.* zwischen dem ersten und zweiten und bei *S. tav.* auf der Höhe des zweiten Ringmuskels. Da das Paar überall quergestreift ist, zeigt es, wie auch schon ein Vergleich zwischen dem Sphincter coronae und den Ringmuskeln bei *S. grimp.*, *S. tav.* und *S. triophth.* lehrt, daß die Hypodermis imstande ist, bei derselben Art sowohl quergestreifte als auch glatte Muskeln zu erzeugen. Der M. sphincter corporis ventralis unterstützt die Ringmuskeln in ihrer Funktion, die darin besteht, beim zusammengezogenen Tier durch Druck auf die Leibeshöhlenflüssigkeit Kopf und Fuß wieder zu entfalten. Eine Erhaltung der »Excretionsgefäßstämme und der Längsmuskeln sowie des Hauptnerven in ihrer Lage«, wie bei *Hydatina* (MARTINI), kommt hier nicht in Frage.

3. System der großen Retractoren.

Außer den Kopfmuskeln haben wir bei *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. tav.* im ganzen sieben Paar Hauptretractoren, drei auf der Dorsal-, je drei auf den Lateral- und ein Paar auf der Ventralseite. *S. triophth.* weist nur sechs Paar auf, da hier das eine Paar besonderer Fußretractoren fehlt. Die Retractoren bei den Synchäten sind interessanterweise in ähnlicher Art angeordnet wie bei *Hydatina senta* (MARTINI), eine Art, die im System weit entfernt von *Synchaeta* steht. Deshalb habe ich auch dieselben Bezeichnungen wie MARTINI gebraucht.

Auf der Dorsalseite liegen der M. retractor centralis (*rc*) und der M. retr. dorsalis (*rd*). Bei den erstgenannten drei Synchäten kommt noch der M. retr. pedis (*rp*) hinzu. Auf der Ventralseite spannt sich der M.

retr. ventralis (*rv*) aus, und auf der Lateralseite treffen wir den M. retr. lat. superior (*rls*), den M. retr. lat. medius (*rlm*) und den M. retr. lat. inferior (*rli*) an. Den letzteren könnte man auch zur Ventralseite rechnen. Da er aber mit dem M. retr. lat. medius ein gutes Stück so dicht zusammenläuft, daß man die beiden kaum unterscheiden kann, so habe ich die Einteilung MARTINIS so gelassen wie sie war, wenn die Lateralretractoren den seinigen auch nicht genau entsprechen. Was ich von dem Nebeneinanderherlaufen der Retractoren sagte, trifft auch noch für andere Muskeln zu.

Sämtliche Retractoren sind quergestreift. Sie fungieren als Rückzieher des Kopfes und Fußes. Da sie fast alle an der Wimperkranzmatrix inserieren, so wird durch leichte Kontraktion einzelner Retractoren, namentlich der an den Wimperohren ansetzenden, eine Änderung in der Bewegungsrichtung hervorgerufen. Plötzliche Kontraktion der Fußretractoren ermöglicht *S. grimp.* und *S. triophth.* fast ein Springen. Alle Retractoren außer dem M. retractor centralis laufen ziemlich dicht unter dem Integument entlang, da sie durch Zwischeninsertionen daran befestigt sind oder zwischen Hypodermis und einem der ringförmig angeordneten Muskeln hindurchtreten.

Betreffend der Stärke der Retractoren ist zu bemerken, daß sie bei *S. balt.* und *S. tav.* im Vergleich mit den beiden anderen Synchäten besonders kräftig entwickelt sind.

a) Retractoren der Dorsalseite.

Der M. retractor centralis (*rc*) von *S. grimp.* ist ein 1,5 μ breiter paariger Muskel, der mit etwas verbreiterter Ansatzfläche eben vor dem fünften Ringmuskel am Integument inseriert und in gerader Richtung nach vorn zieht (Abb. 1, 3). Eben unter dem Gehirn macht er einen Knick nach ventral, verläuft ventral am Gehirn vorbei (Abb. 34, 35), das er in seinem oberen Teil seitlich durchbohrt (Abb. 36, 37), und setzt am Integument des Kopfes an. Der erwähnte Knick wird durch eine quergestreifte Muskelfaser, den M. subcerebralis (*sgc*), hervorgerufen, der sich gleich nach seiner Ansatzstelle am M. retractor ventralis teilt. Der eine Teil geht nach oben zum Dorsalstylus, der andere nach unten zum Dorsaltaster (Abb. 3). Der Name »M. subcerebralis« wird erst bei den anderen Synchäten, namentlich bei *S. triophth.*, verständlich werden.

Der M. retractor dorsalis (*rd*) von *S. grimp.* gabelt sich oben. Der Hauptast inseriert auf der Innenseite der dorsalen Wimperkranzmatrix, einerseits zwischen den Kernen *cn* 2 und 3, andererseits zwischen

cn 8 und 9. Die kleinere Abzweigung geht weiter nach oben und setzt auf der Außenseite vom Lateralstylus am Integument an. Der obere Teil des Muskels bis zu seiner Zwischeninsertion zu beiden Seiten des zweiten Ringmuskels ist 2 μ breit, dann bis in die Nähe des M. retractor intestini nur 1,5 μ. Der Muskel läuft ziemlich dicht unter dem Integument entlang; denn er sendet kleine Fasern aus, die direkt unter dem vierten, fünften und sechsten Ringmuskel am Integument inserieren und die ihn in seiner Lage halten. Außerdem ist er durch eine kleine Muskelfaser auf der Höhe des fünften Ringmuskels mit dem dritten Muskel der Dorsalseite, dem M. retractor pedis, verbunden.

Dieser Muskel (*rp*) weist dieselbe Breite auf wie der untere Abschnitt des M. retractor dorsalis. Er inseriert eben über dem dritten Ringmuskel, nähert sich beim fünften Ringmuskel dem M. retractor dorsalis, den er ein ganzes Stück begleitet, trennt sich dann wieder beim siebenten Ringmuskel von ihm, gibt eine Abzweigung ab nach dem Lateraltaster und endet schließlich mit zwei Fasern am Integument des Fußes oberhalb der Zehen. Ein Muskelkern befindet sich eben über der unteren Ansatzstelle, ein anderer auf der Höhe des siebenten Ringmuskels.

Der Verlauf des M. retr. centralis bei *S. balt.* ist dem von *S. grimp.* ähnlich (Abb. 4, 6). Er ist 2—3,5 μ breit und inseriert zwischen dem dritten und vierten Ringmuskel am Integument. Nach oben zu konvergiert er zunächst bis zu der Stelle, wo der M. subcerebralis von ihm abgeht. Dann divergiert er etwas, geht durchs Gehirn (Abb 61) und setzt am Integument des Kopfes an. Der M. subcerebr. (*sgc*), der direkt unter dem Hirn an ihm inseriert (Abb. 50, 60), ist 0,7—1 μ breit und weist keine Querstreifung auf. Er spannt sich einfach zwischen dem M. retr. centralis und dem Dorsaltaster aus.

Der M. retr. dorsalis (*rd*) weicht etwas von dem von *S. grimp.* ab. Er inseriert gegabelt am äußeren Ende der dorsalen Matrix, ist 2 μ breit und mit sehr breiter Ansatzfläche schon über dem zweiten Ringmuskel bei den Hypodermiskernen 32 und 35 am Integument befestigt. Hier findet er jedoch seine Fortsetzung in drei dünnen Fasern, die sich oben zum Teil noch mehrmals gabeln und die von einem Ast des M. protractor tentaculi dorsalis (*ptd*) ausgehen. Dieser Ast setzt sich nach unten in Richtung des M. retr. dorsalis weiter fort, verzweigt sich und inseriert unter dem sechsten und siebenten Ringmuskel am Integument. Er ist im Gegensatz zum M. retr. dorsalis nur schwach quergestreift, ist aber doch dem unteren Abschnitt vom M. retr. dorsalis bei *S. grimp.* homolog. Der M. retr. pedis (*rp*) legt sich nicht so eng an den vorigen Muskel an wie bei *S. grimp.* Er inseriert neben der Ansatzstelle des M. retr. cen-

tralis am Integument, einerseits zwischen den Hypodermiskernen 43 und 44 und andererseits zwischen 45 und 46. Unter dem vierten Ringmuskel entspringt noch ein kleiner 2 μ breiter Muskel, der sich mit ihm vereinigt, so daß er die beträchtliche Breite von 3,5—4,2 μ aufweist. Er reicht bis in den unteren Fuß. Beim Fußsphincter befindet sich eine Zwischeninsertion.

Bei *S. tav.* sind die Dorsalretractoren in ganz ähnlicher Weise angeordnet (Abb. 7, 9). Der M. retr. centralis (*rc*) setzt mit 10 μ breiter Ansatzstelle ebenfalls zwischen dem dritten und vierten Ringmuskel, und zwar zwischen den Hypodermiskernen 35—36 und 37—38, an. Er ist 2,8—3,5 μ breit und etwa 105 μ lang. Der M. subcerebralis (*scg*) stimmt mit dem von *S. balt.* überein. Der M. retr. dorsalis (*rd*) inseriert auf der Innenseite des mittleren Syncytiums der dorsalen Matrix mit 7 μ breiter Ansatzfläche. Er ist 3,5 μ breit und bis zu seiner 10 μ breiten Insertionsstelle über dem zweiten Ringmuskel zwischen den Hypodermiskernen 23—24 und 27—28 75 μ lang. Bei ihm fiel mir besonders die rinnenförmige, die das Sarcoplasma umschließende Anordnung der contractilen Substanz auf, die natürlich auch bei den anderen Retractoren und den anderen Synchäten vorhanden ist, aber nur nicht so gut hervortritt. In ähnlicher Weise sind die meisten Retractoren von *Apsilus vorax* (Gast), *Hydatina senta* (Martini) und *Asplanchna priodonta* (Nachtwey) entwickelt. Der M. retr. dorsalis findet seine Fortsetzung wie bei *S. balt.*, in einer 2 μ breiten Abzweigung des M. protr. tentaculi dorsalis (*ptd*), die sich bis unter den fünften und sechsten Ringmuskel erstreckt. Der Unterschied in der Querstreifung besteht ebenfalls. Zwischen dem fünften und sechsten Ringmuskel bei den Hypodermiskernen 43 und 46 setzt dann der 3,5 μ breite M. retr. pedis (*rp*) an, der, wie bei *S. balt.*, ebenfalls eine Zwischeninsertion beim Fußsphincter hat und der sich bis zum Zehenansatz in den Fuß hineinzieht.

S. triophth. besitzt nur zwei Retractoren auf der Dorsalseite: den M. retr. centralis (*rc*) und dorsalis (*rd*) (Abb. 10). Der erstere (*rc*) ist nur 0,7—1,5 μ breit und inseriert unter dem dritten Ringmuskel bei den Hypodermiskernen 39 und 40. Sein Verlauf ventral vom Gehirn ist derselbe wie bei den anderen Synchäten. Er setzt bei der Mundfalte an. Der M. subcerebralis (*sgc*) ist glatt und verläuft als unpaarer Muskel direkt unter dem Gehirn entlang. Der M. retr. dorsalis (*rd*) hat eine einfache Insertionsstelle an der Innenseite der dorsalen Wimperkranzmatrix. Er ist 1,5—2 μ breit und bis zu seiner Zwischeninsertionsstelle über dem zweiten Ringmuskel 63—74 μ lang. Von da aus zieht er konvergierend bis in den Fuß. Dieser Abschnitt ist nur 0,7 μ breit.

Vergleicht man die einzelnen Retractoren untereinander, so weist der M. retr. centralis die größte Gleichmäßigkeit im Verlauf bei den vier Synchäten auf. Er inseriert bei *S. grimp.* zwischen dem vierten und fünften, bei den anderen drei Synchäten zwischen dem dritten und vierten Ringmuskel. Er läuft dann ventral am Gehirn vorbei und durchbohrt den oberen seitlichen Teil des Gehirns. Dadurch dient er dem Gehirn als Aufhängung. Unterstützt wird er in dieser Aufgabe — außer bei *S. grimpei* — durch den M. subcerebralis, auf den das Gehirn bei *S. balt.* und *S. tav.* nur an den Seiten, bei *S. triophth.* seiner ganzen unteren Länge nach direkt aufliegt. Vielleicht hat der Muskel bei diesen Synchäten schon seine Fähigkeiten zur Kontraktion verloren und ist zu einem reinen Aufhängeband geworden.

Infolge der charakteristischen Lage des M. retr. centralis läßt er sich leicht bei den Beschreibungen anderer Rädertiere wiederfinden. Er ist bekannt von *Asplanchna* (Nachtwey), *Hydatina* (Martini), *Eosphora* (Hirschfelder), *Testudinella* (Seehaus). Seine vordere Insertion zeigt mancherlei Varianten.

Der M. retr. dorsalis zeigt bei *S. grimp.* und *S. triophth.* nähere Übereinstimmung. Bei beiden Arten spannt er sich zwischen der Wimperkranzmatrix und dem unteren Körperteil aus und besitzt bei oder über dem zweiten Ringmuskel eine Zwischeninsertion, die den Muskel nach beiden Enden divergieren läßt. Andererseits ist dieser Muskel bei *S. balt.* und *S. tav.* sehr ähnlich. Er reicht nämlich bei beiden von der Wimperkranzmatrix nur bis vor den zweiten Ringmuskel, findet von dort aber seine Fortsetzung in einem Ast des M. protr. tentaculi dorsalis bis in den hinteren Rumpf.

Der M. retr. dorsalis von *Hydatina senta* ähnelt in seiner Anordnung dem von *S. grimp.* und *S. triophth.*, wenn man nur Martinis »kleinen hinteren Abschnitt des M. retr. dorsalis im Rumpf (*md* 3)« und seine Fortsetzung nach oben in Betracht zieht. Der »große hintere Abschnitt desselben (*md* 2)« entspricht unserem M. retr. pedis.

b) Retractoren der Ventralseite.

Bei allen vier Synchäten haben wir ein Paar Retractoren, den M. retractor ventralis (*rv*), auf der Ventralseite. In der Anordnung schließen sich einerseits *S. grimp.* und *S. balt.*, andererseits *S. tav.* und *S. triophth.* näher zusammen. Bei den ersteren spaltet sich der Muskel oben in zwei Teile. Nach unten zu divergiert er zunächst bis zur Zwischeninsertion in der Nähe des fünften Ringmuskels und konvergiert dann wieder bis in den unteren Fuß hinein. Bei *S. tav.* und *S. triophth.* diver-

giert der Muskel zunächst ebenfalls bis zur Zwischeninsertion beim vierten Ringmuskel, von da ab setzt er sich aber fort in dem M. retr. lat. inferior bei *S. tav.* bzw. in dem M. retr. lat. medius bei *S. triophth.*, die beide konvergierend ebenfalls bis in den unteren Fuß hineingehen.

Bei *S. grimp.* spaltet sich der M. retr. ventralis eben unter dem dritten Teilmuskel des Sphincter coronae. Die dünnere mediane Faser inseriert ventral von den Mundklappen, die dickere an der ventralen Matrix. Der obere Teil des Muskels bis zur Zwischeninsertion ist 2 μ breit, der untere etwas schmäler. Bei *S. balt.* ist dieser Muskel am stärksten entwickelt. In seinem oberen Abschnitt ist er nämlich 5,6 μ breit, in dem unteren 2 μ. Die Spaltung tritt ebenfalls eben unter dem Sphincter coronae ein. Die vorderen Ansatzpunkte sind dieselben wie bei *S. grimp.* Die dickere laterale Abzweigung ist 3,5 μ breit. Bevor der Muskel in den Fuß einläuft, besitzt er nochmals eine Zwischeninsertion am Integument. Auf der Höhe des fünften Ringmuskels, dort wo der Hauptteil am Integument ansetzt, sendet er eine dünne Faser aus, die sich unten aufspaltet. Bei *S. tav.* liegt die obere Ansatzstelle auf der Innenseite des medianen Syncytiums der ventralen Matrix. Der Muskel besitzt eine Breite von 2—4 μ. Seine untere Insertionsstelle am Integument und gleichzeitig am M. retr. lat. inferior ist sehr breit. Bei *S. triophth.* ist der Muskel 1,5 μ breit und 105—112 μ lang. Oben sendet er eine 1 μ breite Faser, die 18—21 μ lang ist, bis an die Mundtaster.

Der M. retr. ventralis von *Hydatina senta* ist ähnlich gebaut wie bei *S. grimp.* und *S. balt.* In der Mitte empfängt er zwei »akzessorische Köpfe« — bei den Synchäten besaß er eine Zwischeninsertion am Integument — und oben spaltet er sich ebenfalls.

c) Retractoren der Lateralseite.

Von den drei Retractoren der Lateralseite von *S. grimp.* sei zunächst der M. retractor lateralis superior (*rls*) besprochen, der von der mittleren Vorwölbung der Aurikelmatrix genau auf der Laterallinie nach unten zieht. Er ist nur 0,7—1,5 μ breit. Etwa in Höhe des zweiten Ringmuskels spaltet er sich in zwei Teile. Diese beiden Fasern schieben sich bei ihrer Insertion beim vierten Ringmuskel zwischen Ringmuskel und Hypodermis. Auch der 2 μ breite M. retractor lateralis medius (*rlm*) geht von der mittleren Vorwölbung aus. Er inseriert dort ventral am vorgenannten Muskel. Nachdem er aber eine 1,5 μ breite Muskelfaser von der ventralen Seite der Aurikelmatrix aufgenommen, läuft er schläg ventralwärts nach hinten und setzt beim Hypodermiskern 25

bzw. 28 am Integument an. In seinem letzten Abschnitt legt sich ihm der M. retractor lateralis inferior (*rli*) an, der am lateralen Ende der ventralen Wimperkranzmatrix als äußerst dünne Faser entspringt, außerhalb vom ersten Teilmuskel des Sphincter coronae entlangläuft und sich dann allmählich verstärkt. Er entfernt sich nicht weit vom Integument; denn in seinem weiteren Verlauf legt er sich zunächst, wie schon erwähnt, dem M. retr. lat. medius, dann dem M. retr. ventralis bei dessen Zwischeninsertion am Integument an. Er spaltet sich schließlich beim Lateraltaster auf, nachdem er vorher noch eine Faser nach lateralwärts abgegeben hat.

Bei *S. balt.* ist der M. retr. lat. superior (*rls*) auf beiden Seiten paarig. Beide Muskelstränge, die wie alle Muskeln von *S. balt.* sehr kräftig entwickelt sind (je 2,8 μ), laufen parallel dicht nebeneinander her. Auf der Höhe des zweiten Ringmuskels divergieren sie, so daß sie bei der unteren Ansatzstelle beim vierten Ringmuskel einen Abstand von 21 μ haben. Sie schieben sich nicht nur bei ihrer Insertion zwischen Ringmuskel und Hypodermis; das geschieht auch schon beim dritten Ringmuskel. Oben inseriert der nach ventral gelegene Muskel an der Aurikelmatrix, der andere an der Einbuchtung des Integuments unter der hügelartigen Erhebung für den Lateraltaster. Der M. retr. lat. medius (*rlm*) inseriert nicht wie bei *S. grimp.* an der Aurikelmatrix, sondern an der Außenseite des Lateralstylus — bei *S. grimp.* war es eine Abzweigung vom M. retr. dorsalis, die beim Lateralstylus ansetzte. Er geht dann an der Außenseite des M. retr. lat. superior vorbei und läuft nach unten schräg ventralwärts, endet aber nicht wie bei *S. grimp.* schon auf der Höhe des zweiten Ringmuskels bei den Hypodermiskernen 29 bzw. 30, sondern sendet eine dünnere Faser von dort aus in derselben Richtung weiter, die mit dem M. retr. ventralis an dessen Zwischeninsertion am Integument zusammentrifft, dort eine Faser abgibt und sich schließlich im hinteren Rumpf aufspaltet. Der vordere Abschnitt ist 1,7—2 μ breit. Der M. retr. lat. inferior (*rli*) weist in seinem vorderen Teil denselben Verlauf auf wie bei *S. grimp.* Er entspringt ebenfalls als sehr dünne Faser am lateralen Ende der ventralen Matrix und tritt zwischen Hypodermis und dem ersten Teilmuskel des Sphincter coronae hindurch. Dann nimmt er die Muskelfaser auf, die von der Ventralseite der Aurikelmatrix kommt und läuft neben dem M. retr. lat. medius bis zur Zwischeninsertion des M. retr. ventralis her, wo er endet. Im Vergleich mit *S. grimp.* haben also hier der M. retr. lat. medius und inferior zum Teil gewissermaßen ihre Rollen vertauscht.

Bei *S. tav.* ist der M. retr. lat. superior (*rls*) ein einfacher, 2,5—3,5 μ

breiter und 70—84 μ langer Muskel, der oben zwischen den drei »Zellen« der Aurikelmatrix inseriert. Am unteren Ende schiebt er sich zwischen Hypodermis und dritten Ringmuskel und verbreitert sich beim Ansatz auf 10 μ. Der M. retr. lat. medius (*rlm*) entspringt mit einer Faser an der Aurikelmatrix, mit der anderen an der Außenseite des Lateralstylus. Er vereinigt also Merkmale desselben Muskels von *S. grimp.* und *S. balt.* in sich. Dann verläuft er als 2,5—3 μ breiter Muskel auf der Außenseite vom M. retr. lat. superior vorbei schräg ventralwärts nach unten und endet schon wie bei *S. grimp.* auf der Höhe des zweiten Ringmuskels. Er ist etwa 56 μ lang, die eine Faser nach dem Lateralsystem etwa 14 μ. Der M. retr. lat. inferior (*rli*) zeigt oben denselben Verlauf wie bei *S. balt.* Er besitzt Zwischeninsertionen am Integument in der Höhe des zweiten Ringmuskels, dort wo der M. retr. lat. medius endet und dann an der Stelle, wo der M. retr. ventralis am Integument inseriert. Er zieht sich dann, nachdem er noch drei Muskelfasern aufgenommen hat, bis in den unteren Fuß hinein. Von diesen drei Fasern hat die oberste größere Bedeutung (siehe Lateroventralmuskeln).

Bei *S. triophth.* inseriert der M. retr. lat. superior (*rls*) wie bei *S. grimp.* an der mittleren Vorwölbung der Wimperkranzmatrix. Er ist wie alle Muskeln von *S. triophth.* nur sehr dünn, nämlich 0,7 μ. An seiner unteren Insertionsstelle schiebt er sich zwischen Hypodermis und zweiten Ringmuskel. Der M. retr. lat. medius (*rlm*) verläuft im vorderen Teil wie bei *S. balt.* Er ist 1,5 μ breit und nimmt die Faser, die von der Aurikelmatrix kommt, auf. Mit seinen Zwischeninsertionen am Integument auf der Höhe des zweiten Ringmuskels und an der Ansatzstelle des M. retr. ventralis ähnelt er ebenfalls den entsprechenden Muskeln bei *S. balt.* Nachdem er noch eine Faser nach außen abgegeben hat, verliert er sich, aber nicht wie jener Muskel im hinteren Rumpf, sondern läuft bis in den Fuß hinein. Der M. retr. lat. inferior (*rli*) zeigt einen ganz abweichenden Bau. Er ist eine ganz feine Faser und setzt mit drei Ästen am lateralen Ende der ventralen Wimperkranzmatrix an. In seinem Verlauf bleibt er immer innerhalb der Muskeln des Sphincter coronae! Schon unter den Wimperohren findet er sein Ende, so daß er nur etwa 56 μ lang ist.

Stellt man den Grad der Ähnlichkeit unter den Lateralretractoren der vier Synchäten fest, so steht der M. retr. lat. superior an erster Stelle. Er geht von der Aurikelmatrix aus, verläuft genau auf der Laterallinie nach unten und inseriert bei *S. grimp.* und *S. balt.* beim vierten, bei *S. tav.* beim dritten und bei *S. triophth.* beim zweiten Ringmuskel am Integument. Dabei schiebt er sich zwischen Hypodermis und Ring-

muskel. Bei *S. grimp.* teilt er sich unten, bei *S. balt.* ist er während seines ganzen Verlaufes gespalten. Vielleicht ist der Muskel dem »M. retractor latus« NACHTWEYS bei *Asplanchna priodonta* homolog. Dieser verläuft ebenfalls auf der Lateralseite. Das Vorkommen von zwei Paaren solcher Retractoren bei *Asplanchna brightwelli* (NACHTWEY) wäre dann zu vergleichen mit dem doppelten M. retr. lat. superior bei *S. balt.* Der M. retr. lat. superior von *Hydatina senta* weicht unten etwas von der Laterallinie ab, er liegt jedoch bei der Überkreuzung der drei Lateralretractoren wie bei den Synchäten bei der Überkreuzung vom »superior« und »medius« zu innerst.

Der M. retr. lat. medius ist ziemlich verschieden. Einheitlich bei allen Synchäten ist der Verlauf von den Wimperohren aus, dann außerhalb am M. retr. lat. superior vorbei schräg ventralwärts nach unten. Die obere Ansatzstelle befindet sich entweder an der Aurikelmatrix (*S. grimp.*), an der Außenseite der Dorsalstyli (*S. balt.*, *S. triophth.*) oder an beiden Stellen (*S. tav.*). Bei *S. grimp.* und *S. tav.* reicht er nicht ganz bis zur Körpermitte (Höhe des zweiten Ringmuskels), bei *S. balt.* bis in den unteren Rumpf und bei *S. triophth.* ganz bis in den Fuß. Bei den beiden letzteren Synchäten weist er zwei Zwischeninsertionen am Integument auf: etwa in Höhe des zweiten und vierten bis fünften Ringmuskels. Bei *S. grimp.* und *S. triophth.* empfängt er eine von der Unterseite der Aurikelmatrix kommende Muskelfaser. Der M. retr. lat. medius von *Hydatina senta* läßt sich am ehesten mit dem entsprechenden Muskel von *S. balt.* und *S. triophth.* vergleichen.

Beim M. retr. lat. inferior ist die Richtung des Verlaufes, namentlich bei *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. tav.*, auch einheitlich. Am lateralen Ende der ventralen Wimperkranzmatrix inserierend, geht die Muskelfaser, sich allmählich verstärkend, außerhalb vom ersten Teilmuskel des Sphincter coronae vorbei schräg lateralwärts nach unten und stößt auf den M. retr. lat. medius. Neben diesem läuft der Muskel dann in dessen Richtung weiter: bei *S. balt.* bis zur Zwischeninsertion des M. retr. ventralis, bei *S. grimp.* bis in den hinteren Rumpf und bei *S. tav.* bis in den Fuß. Bei den beiden letzteren Synchäten nimmt er die von der Unterseite der Aurikelmatrix kommende Muskelfaser auf. Bei *S. triophth.* ist der M. retr. lat. inferior sehr rückgebildet. Vergleicht man den M. retr. lat. inferior unserer Synchäten mit dem entsprechenden Muskel bei *Hydatina senta*, so findet man noch am wenigsten Übereinstimmendes. Nur die ungefähre Lage und Richtung entsprechen einander.

4. Dorsaltasterretractoren und ihre Antagonisten.

Seitlich vom Dorsaltaster inserieren bei allen vier Synchäten zwei Paar Retractoren. Das eine Paar entspringt mit breiter Ansatzfläche direkt neben oder eben unter dem Dorsaltaster und läuft auf die Innenseite vom medianen Ende der dorsalen Wimperkranzmatrix, wo es gegabelt ansetzt: der M. retractor tentaculi dorsalis externus (*rtde*), das andere inseriert eben darüber und zieht dorsal am Gehirn vorbei an das Integument des Kopfes: der M. retractor tentaculi dorsalis internus (*rtdi*). Als Antagonist wirkt unter dem Dorsaltaster der paarige M. protractor tentaculi dorsalis (*ptd*). Alle Muskeln sind quergestreift. Sie bewirken das Vor- und Rückziehen des Dorsaltasters.

Der äußere Dorsaltasterretractor (*rtde*) ist bei *S. grimp.* 2 μ breit, bei *S. balt.* 2,8 μ breit und bei *S. tav.* 1,5 μ breit und 42—56 μ lang. *S. triophth.* weist wiederum besondere Verhältnisse auf, da der äußere mit dem inneren Retractor teilweise zu einem 2 μ breiten Muskel verschmolzen ist. Im übrigen ist der äußere Retractor 56—63 μ lang. Der äußere Gabelungsast inseriert bei *S. balt.*, *S. tav.* und *S. triophth.* immer direkt dorsal vor dem Dorsalstylus, also zwischen Dorsalstylus und Wimperkranzmatrix.

Der innere Dorsaltasterretractor (*rtdi*) gabelt sich bei *S. grimp.* und *S. triophth.* am unteren Ende. Er ist bei allen Synchäten so breit wie der äußere Retractor. Bei *S. triophth.* spaltet er sich oben ebenfalls. Der laterale Ast setzt am Kopfringmuskel (*msa*) an, der mediane direkt dorsal vor den Stirntastern (*st*). Seine Länge beträgt etwa 70 μ, bei *S. tav.* 49 67 μ.

Der Dorsaltasterprotractor (*ptd*) ist bei den Synchäten ziemlich verschieden. Bei *S. grimp.* setzt er mit zwei Paar dünnen Ausläufern, nicht weit vom Dorsaltaster entfernt, direkt unter dem Sphincter coronae an, konvergiert bis unter den zweiten Ringmuskel und divergiert dann wieder bis eben unter den dritten Ringmuskel. Von der Mitte nach beiden Seiten zu verbreitert er sich ziemlich stark. *S. balt.* und *S. tav.* zeigen denselben Bau des Muskels, nur mit dem kleinen Unterschied, daß die obere Insertionsstelle bei der letzteren ziemlich weit vom Dorsaltaster ab nach der Lateralseite verschoben ist. Der Muskel inseriert bei beiden Synchäten auf der Höhe des Dorsaltasters und läuft konvergierend an den Enden des ersten Ringmuskels vorbei bis unter den zweiten Ringmuskel. Eben unter seiner Mitte gibt er lateralwärts eine 2 μ breite Faser ab, die, wie schon bei den Retractoren der Dorsalseite erwähnt, Anschluß an den M. retr. dorsalis (*rd*) gewinnt und bis in den

hinteren Rumpf hinüberzieht. Der vordere Teil des Dorsaltasterprotractors ist bei *S. balt.* 2 μ breit und 63 μ lang, der hintere 0,7 μ breit und 49 μ lang. Bei *S. triophth.* ist der Muskel als dünne und in gerader Richtung verlaufende Faser ausgebildet, die sich oben gabelt und die unten vor dem dritten Ringmuskel am Integument inseriert.

Der M. retr. tent. dors. externus ist dem Muskel *md'''* von *Hydatina senta* homolog, der vom Dorsaltaster kommt und sich dicht unter dem Cingulum dem M. retr. dorsalis anschließt. Martini gibt ihm keinen besonderen Namen, bemerkt aber, daß man ihn auch als selbständiges Muskelchen ansehen könnte. Ebenfalls hat der M. protr. tent. dorsalis sein Homologon bei *Hydatina* in dem M. cutaneus dorsi (*mm*), der »wohl der Spannung der Rückenhaut dient« (Martini).

5. Lateroventralmuskeln.

Die Homologieverhältnisse des M. lateroventralis anterior (*lva*) sind schon beim Sphincter coronae erwähnt worden. Das untere Ende des Muskels inseriert bei *S. grimp.* in der Lateralgegend über dem vierten Ringmuskel. Bei den anderen drei Synchäten reicht es unter dem M. retr. lat. superior hindurch bis eben auf die Dorsalseite, wo es zwischen dem zweiten und dritten Ringmuskel ansetzt. Von da aus geht der Muskel bei allen vier Synchäten direkt an den Lateralretractoren vorbei konvergierend nach oben, wobei er die Lateralretractoren auf der Innenseite schneidet. Bei *S. triophth.* fällt sein merkwürdig gezackter Verlauf auf. Wahrscheinlich ist hier das Mittelstück aus dem M. sphincter corporis ventralis, den wir bei den anderen drei Synchäten vorfanden (*mscv*), hervorgegangen. Nach mehreren Zwischeninsertionen am Integument besitzt der Muskel bei allen Synchäten eine Hauptansatzstelle zwischen dem ersten und zweiten Teilmuskel des Sphincter coronae. Von da aus geht er divergierend an das mediane Ende der ventralen Wimperkranzmatrix. Der Muskel ist bei *S. grimp.* und *S. triophth.* nur eine äußerst feine quergestreifte Faser, bei den beiden anderen Synchäten ist er etwas stärker (0,7—1,5 μ).

Der 1 μ breite M. lateroventr. posterior (*lvp*) ist nur bei *S. baltica* vorhanden. Er entspringt auf der Ventralseite vor dem sechsten Ringmuskel mit mehreren Fasern, die sich bald vereinigen, und läuft schräg ventralwärts nach oben und inseriert beim M. sphincter corp. ventralis am Integument. An der Kreuzungsstelle mit dem M. retr. lat. medius und inferior (auf deren Innenseite) wird er eine kurze Strecke aus seiner ursprünglichen Richtung gebracht, weil nämlich Plasmakontinuität zwischen ihnen besteht. Dieser Umstand erleichtert es uns, den homo-

logen Muskel bei *S. tav.* aufzufinden (*lvp*), der allerdings nicht mehr selbständig ist, sondern schon mit dem M. retr. lat. inferior teilweise direkt verschmolzen ist. Jedoch die Richtung des Verlaufes und die Endpunkte über dem sechsten Ringmuskel und beim M. sphincter corp. ventralis sind dieselben wie bei *S. balt.*

Der M. lateroventr. posterior ist dem M. dorsoventr. posterior von *Asplanchna priodonta* homolog. Auch die Nervenverhältnisse liegen hier ähnlich. Wie bei *Asplanchna* der vom Lateraltaster kommende Nerv unter spitzem Winkel an den M. dorsoventr. posterior herantritt, wo dieser den M. retr. ventr. superior kreuzt, so trifft bei den beiden Synchäten der vom Lateraltaster kommende Nerv den M. retr. lat. inferior (und medius bei *S. balt.*) ebenfalls bei der Überkreuzungsstelle mit dem M. lateroventr. posterior. Homologie mit einem Muskel von *Hydatina senta* ist nicht festzustellen, auch nicht zu erwarten, da ein entsprechender Muskel selbst bei *S. grimp.* und *S. triophth.* fehlt. Allem Anschein nach ist er nur bei den etwas plumper, glocken- oder sackförmig gebauten Rädertieren ausgebildet. Die Dorsoventralmuskeln bei *Asplanchna* bewirken nach Nachtwey »durch kurze, schnelle Kontraktionen Fangbewegungen des Kopfes nach ventral. Verharren sie dagegen einige Zeit im kontrahierten Zustande, so erfolgt Steuerung nach ventral. Diese Muskel sind deshalb für die Nahrungsaufnahme von der allergrößten Wichtigkeit.« Dieselbe Funktion wird man wahrscheinlich auch den Lateroventralmuskeln der Synchäten zusprechen können. Bestimmtes kann ich nur nicht aussagen, da ich nicht darauf geachtet habe.

6. Kopfmuskeln.

Bei *S. triophth.* (Abb. 10, 12) ist ein 0,7 μ breiter, selbständiger Kopfringmuskel, der M. sphincter apicis (*msa*) ausgebildet, der etwa in halber Höhe des Kopfes auf dessen Dorsalseite herumläuft. Er unterstützt die Wirkung des Sphincter coronae und ist wahrscheinlich imstande, den Mund zu schließen, ohne daß erst die kleinen Spezialmuskeln in Tätigkeit treten (siehe Nervensystem k e). Bei *Hydatina senta* ist ebenfalls ein homologer, nach der Ventralseite offener Kopfringmuskel vorhanden, der sich dorsal in den »Pars coronaria dorsalis« und den »Pars coronaria oralis« gabelt. Nach Martini ist er aber als Fortsetzung des M. retr. dors. und namentlich des M. retr. centr. aufzufassen. Damit stimmt er der Anschauung von Masius bei, daß die Kopfmuskeln Verlängerungen der Retractoren seien. Nachtwey dagegen lehnt diese Ansicht ganz entschieden ab. Bei *Asplanchna* tritt nun die Selbständigkeit der Kopfmuskeln besonders hervor, weil sie im Gegensatz zu den

Retractoren quergestreift sind. Aber auch bei den Synchäten, wo dieser Unterschied nicht vorhanden ist, sind die eigentlichen Kopfmuskeln ebenfalls selbständige Bildungen.

Die anderen Hauptmuskeln gehen von den Lateralseiten des Kopfes aus. Das eine Paar, der M. retractor auriculi (*ra*), entspringt im mittleren Teil der Aurikelmatrix; er zieht ventral am inneren Teil des Lateralstylus vorbei unter dem Integument nach oben. Nachdem der 2 μ breite Muskel den M. sphinct. apicis und den noch zu besprechenden M. transvers. coronae (*trc*) auf deren Innenseite passiert hat, gabelt er sich in zwei Äste, die jetzt beide über den letzteren Muskel hinweglaufen. Der dickere Ast wendet sich dorsalwärts und inseriert am Integument dort, wo die äußere Faser des M. retr. tent. dors. internus den M. sphinct. apicis erreicht. Die dünnere Abzweigung setzt direkt ventral von den Stirntastern am Integument an. Ein in derselben Richtung wirkender Muskel ist der eben erwähnte 1,5 μ breite M. transversalis coronae (*trc*), der an den Enden des M. sphinct. apicis am Integument inseriert und leicht ventralwärts an die Mundfalte zieht, wo er mit drei Fasern ansetzt.

Die beiden Muskelpaare haben ihr Homologon in den beiden M. transvers. coronae von *Asplanchna priodonta*. Sie wirken wahrscheinlich nach zwei Richtungen: zunächst unterstützen sie den M. retr. centr., indem sie den oberen Kopfteil mit den Stirntastern zurückziehen; dann, wenn sie in die horizontrale Lage gekommen sind, dienen sie dem Einziehen der mächtigen Wimperohren. Durch leichtere Kontraktionen des M. retr. auric. werden im Wechselspiel mit den an den Wimperohren ansetzenden Lateralretractoren Änderungen in der Bewegungsrichtung hervorgerufen.

Ein Paar kleinerer, nur 0,7 μ breiter Muskeln, der M. retractor frontis (*rf*), läuft parallel zueinander von der dorsalen Wimperkranzmatrix, wo es direkt lateral von den Dorsalstyli inseriert, unter den übrigen Kopfmuskeln hindurch bis zur Kopfmitte und setzt hier auf der Höhe der Stirntaster am Integument an. Auch dieser Muskel hat bei *Asplanchna priodonta* sein Homologon in dem »M. retr. frontis«, der ebenfalls »unmittelbar lateral vom ‚Nackentaster‘ (*szc*l) an der Matrix des Cingulums entspringt« und in Richtung auf die Kuppe der Stirnhügel zieht.

Dann ist noch ein 0,7 μ breites und 20 μ langes Verbindungsstück, das keine Differenzierung zeigt, zwischen den beiden Stirntastern vorhanden: das Ligamentum intertentaculare frontis (*li*). Es hat wahrscheinlich den Zug auszuhalten, der bei der Kontraktion des M. retr. auric. entsteht.

Bei den übrigen drei Synchäten kann ich die Anzahl und den Verlauf der Kopfmuskeln nicht genau angeben. Ein M. sphinct. apicis und ein M. transvers. coronae scheinen nicht vorhanden zu sein.

S. grimp. weist drei Aurikelretractoren (*ra* 1—3) auf, die ventral am inneren Teil des Lateralstylus vorbei divergierend der Medianlinie des Kopfes zuziehen. Zwei davon gehen von der mittleren Vorwölbung der Aurikelmatrix aus, der dritte vom ventralen Teil, wo er gegabelt ansetzt. Der M. retr. frontis (*rs*) und das Ligamentum intertentaculare frontis (*li*) treten ebenfalls auf. Bei *S. balt.* ist der M. retr. auric. (*ra*) bei der Insertion an der Aurikelmatrix 4,5 μ breit. Er läuft ventral am äußeren und mittleren Lateralretractor und am Lateralstylus vorbei, verschmälert sich auf 2,5 μ und inseriert ventral vom Stirntasterhügel. Auch bei ihm fällt die rinnenförmige Anordnung der contractilen Fasern auf. Ein Ligamentum intertentaculare frontis ist nicht vorhanden, da die Stirntaster aneinander liegen und die Aurikelretractoren in der Mitte fast zusammenstoßen. Bei *S. tav.* verläuft der M. retr. auric. (*ra*) ebenso wie bei *S. balt.* Er scheint bei seinem Ursprung an der Aurikelmatrix eine Windung zu machen und eine Faser des M. retr. lat. medius aufzunehmen. Seine Breite beträgt 2—3 μ, seine Länge etwa 56 μ.

k) Nervensystem und Sinnesorgane.

Das Nervensystem der Synchäten weist, wie das aller bisher untersuchten Rädertiere (außer den *Seisonidea*) drei größere Ganglienkomplexe auf: das Cerebral-, Mastax- und Caudalganglion. Zu diesen unpaaren Anhäufungen von Ganglienzellen kommt noch eine auf dem Mastax gelegene paarige Ansammlung, die mit den Mundtastern in Verbindung steht: das Epipharynxganglion.

Zur Innervierung der meisten Retractoren und der Ringmuskeln dient nur ein Nerv: der N. principalis ventralis, der oben von der Lateralseite mit den Lateralretractoren allmählich nach unten auf die Ventralseite zieht.

Als Sinnesorgane kommen in Betracht: die Cerebralaugen und die Wimpersinnesorgane des Apicalfeldes, des Rumpfes (Dorsal- und Lateraltaster) und das wimperlose Sinnesgrübchen auf der Ventralseite des Fußes.

1. Gehirn und Augen.

Das Gehirn (*gc*) befindet sich dorsal vor dem Mastax und ist am M. retr. centr., der es an den Seiten teilweise durchbohrt, aufgehängt. Zur Befestigung dient weiter, wie schon erwähnt (S. 71), bei *S. balt.*, *S. tav.* und namentlich *S. triophth.* der M. subcerebr. Bei *S. grimp.* liegt es in

der Ruhelage ziemlich weit oben, bei den drei anderen Synchäten so, daß die am unteren Ende befindlichen Augen zwischen dem ersten und zweiten Teilmuskel des Sphincter coronae zu sehen sind. In der Dorsalansicht ist die Form des Gehirns rechteckig. Länge zu Breite verhalten sich bei *S. grimp.* wie etwa 25 : 56 μ, bei *S. balt.* wie 35 : 70 μ, bei *S. tav.* wie 17 : 42—21 : 49 μ und bei *S. triophth.* wie 15 : 38—21 : 49 μ. Die Tiefe beträgt — in derselben Reihenfolge der Tiere angegeben — 10, 10, 10—12 und 8 μ.

Das Gehirn enthält wie stets eine die Ganglienzellen enthaltende Rindenschicht und eine innere Fasermasse. Diese ist ebenfalls rechteckig. Sie liegt aber nicht central und ist nicht von einer gleichmäßig starken Rindenschicht umgeben, sondern ist ein wenig nach oben verschoben, ventral tritt sie direkt an die Peripherie des Gehirnes heran. Die Größe der Fasermasse beträgt: *S. grimp.* 7 : 32 μ, *S. tav.* 7 : 21—28 μ, *S. triophth.* 4 : 18 μ.

Die Fasern sind in transversaler Richtung ausgestreckt, so daß man sie auf Lateralschnitten durch das Gehirn quer trifft (Abb. 39) und auf Frontal- und Querschnitten längs (Abb. 36, 62). Hierin bestehen Unterschiede bei den verschiedenen Rädertieren. MARTINI fand bei *Hydatina senta* die gleiche Faserrichtung, bei *Eosphora* und *Asplanchna* ziehen sie jedoch in longitudinaler Richtung (HIRSCHFELDER, NACHTWEY).

In der Rindenschicht liegen die Ganglienkerne vollkommen symmetrisch. Zellkonstanz im Cerebralganglion ist nicht exakt bewiesen, doch sehr wahrscheinlich. Bei einem gefärbten Totalpräparat wurde ein Gehirn ganz durchgezählt, dann ein zweites Gehirn halb durchgezählt und die Zahlen aus den nun vorhandenen drei Hälften verglichen. Sie lauten: *S. grimp.* 102, 108, 109; *S. balt.* 94, 90, etwa 90; *S. tav.* 126, 123, 124; *S. triophth.* 108, 116 und 109. Zu diesen Kernen kommen noch ein paar mediane unpaare Kerne, und zwar — in derselben Reihenfolge der Tiere angegeben — 5, 5, 1 und 1. Als Mittel ergibt sich für die Gesamtkernzahl: *S. grimp.* 217, *S. balt.* 187, *S. tav.* 249, *S. triophth.* 223. Auffallend daran ist die kleine Kernzahl bei dem an Ausdehnung größten Gehirn von *S. balt.* und die große Anzahl bei *S. tav.* Wegen der schon erwähnten unpaaren Kerne ist die Zahl stets ungerade. MARTINI fand bei *Hydatina senta* 183 konstante Kerne, NACHTWEY bei *Asplanchna priodonta* 223—227.

Der letztere Autor beschreibt vier Typen von Gehirnzellen, »die sich nach Größe und Struktur ihrer Kerne ohne viel Mühe unterscheiden lassen und die sich zum Teil mit den HIRSCHFELDERschen Zelltypen

des Gehirns von *Eosphora digitata* völlig decken«. Neuerdings fand SEEHAUS diese Typen auch bei *Testudinella*. Auch bei den Synchäten (untersucht *S. grimp.* und *S. balt.*) erkennt man die vier Kerntypen bestimmt wieder. Sie entsprechen in der Struktur, allerdings nicht in der Größe, den NACHTWEYschen Typen a, b, c und d.

Der Kern von Typus a ist rund und mißt bei *S. grimp.* 3,5 μ, bei *S. balt.* 2,8 μ. Er enthält nur wenig chromatische Substanz und einen äußerst kleinen Nucleolus. Diese Kerne liegen namentlich auf der Dorsal- und Lateralseite des Gehirns und am Ausgangspunkt der meisten Gehirnnerven (Abb. 34—37, 39, 67). Sie sind am stärksten vertreten.

Kerne vom Typus b fallen durch ihre Größe und Helligkeit auf. Sie sind oval und messen bei *S. grimp.* 3,5 : 4,2 μ und bei *S. balt.* 2,8 : 3,5 μ. Die chromatischen Partikel liegen größtenteils an der Wandung. Sie sind nur sehr spärlich vorhanden (Abb. 36, 61). Den Typus c stellen bei *S. grimp.* 2,8 μ große runde, bei *S. balt.* 2,1 : 2,8 μ große ovale Kerne dar. In der Struktur ähneln sie dem Typus a. Sie besitzen aber sehr viel Chromatin und sind häufiger anzutreffen als Typus b, ebenso wie die Kerne vom Typus d, die trotz ihrer Kleinheit — bei *S. balt.* 1,5 μ, bei *S. grimp.* 2 μ — durch ihre dunkle Färbung auffallen (Abb. 35, 36, 39, 60 63, 67).

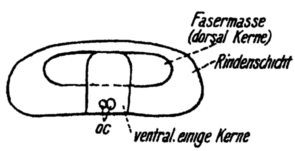


Abb. 59 *S. triophth.* Schema des Gehirns von dorsal, die Verteilung der Rinden- und Fasersubstanz zeigend.

Zellmembranen habe ich nicht gesehen. Wahrscheinlich wird es aber an der Fixierung und Färbung gelegen haben. Nur bei den beiden Ocellen tritt eine Membran deutlich hervor (Abb. 35, 60, 67, *oc*). Sie liegen dicht nebeneinander zu beiden Seiten der Medianlinie nicht weit vom unteren Rand des Gehirnes entfernt und bilden dabei einen dorsalwärts offenen spitzen Winkel (Abb. 67). Infolge der Kernarmut der Umgebung sieht man beim gefärbten Totalpräparat ein heller als die Umgebung erscheinendes, aufrecht stehendes Rechteck (bei *S. triophth.* und *S. tav.* 12 × 7 μ, bei den beiden anderen Arten etwa doppelt so groß) (Abb. 59). Die Ocellen liegen bei *S. grimp.* gleich weit von der Ventral- und Dorsalwand entfernt im Gehirn eingebettet (Abb. 35), bei den drei anderen Synchäten sind sie ganz an die Dorsalseite gerückt (vgl. Abb. 67 von *S. balt.*), ohne jedoch, wie es DE BEAUCHAMP und MARTINI für *Hydatina* und NACHTWEY für *Asplanchna* angeben, über die Oberfläche des Gehirns hinauszutreten. Ihre Form ist oval. Die rechte Ocelle ist immer etwas größer als die linke, und zwar mißt sie bei *S. grimp.* 5,6 : 9 μ, bei

S. balt. 9 : 11 μ, bei *S. tav.* 3,8 : 5 μ und bei *S. triophth.* 2,5 : 3,5 μ. Die Größe der linken Ocelle beträgt 5 : 7,7 μ, 8,4 : 10 μ, 3,5 : 4,2 μ und 2,5 : 2,8 μ. Bei *S. tav.* sind die beiden Ocellen 3.5 μ voneinander entfernt.

In den Ocellen liegt je ein Kern vom Typus a. Außerdem breitet sich rotes, seltener violettes Pigment innen becherartig an den einander zugekehrten Dorsalseiten aus (Abb. 35, 60, 67), so daß es beim lebenden Tier von dorsal halbkugelig erscheint. Das Pigment des davorliegenden Retrocerebralorgans dient als Tapetumschicht (Abb. 35). In derselben Abbildung erkennt man dorsal vor den Ocellen von *S. grimp.* je einen punktförmigen schwarzen Körper. Seine Bedeutung ist unbekannt.

Das Gehirn der Synchäten, wenigstens von *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. triophth.*, ist von einer dünnen Membran umgeben. Daday, Hirschfelder und Martini bestätigen dasselbe bei *Pedalia*, *Eosphora* und *Hydatina*, während Hlava sein Vorhandensein bei *Conochiloides* anzweifelt, Nachtwey es bei *Asplanchna* entschieden ablehnt.

2. Mastaxganglion.

Das Mastaxganglion (*gm*), von Zelinka zuerst bei *Discopus synaptae* als »Suboesophagealganglion« bezeichnet, liegt bei den Synchaten im Cavum posterius mastacis dorsal vor dem Hypopharynxmuskel (Abb. 31), und zwar bei *S. baltica* (Abb. 62), *S. tav.* und *S. triophth.* unter dessen Einrollung. Es ist an der Mastaxmembran aufgehängt, die das Cavum anterius mastacis umgibt (Abb. 39) und daher in der Mitte leicht nach unten und außerdem ventralwärts durchgebogen. Länge zu Breite sind bei *S. grimp.* 14 : 42 μ, bei *S. balt.* 11 : 35 μ, bei *S. tav.* 14 : 28 μ und bei *S. triophth.* 7 : 35 μ. Die Tiefe beträgt bei den beiden letzteren Synchäten etwa 6 μ, bei den ersteren das Doppelte.

Eine Fasermasse ist nicht vorhanden, doch findet man dieselben vier Typen von Kernen, vorwiegend aber b und c, wie im Gehirn wieder. Die Kerne sind streng symmetrisch gelagert. Ihre Zahl beträgt bei *S. grimp.* 32—34, bei *S. balt.* 32—33, bei *S. tav.* 36—37 und bei *S. triophth.* 36—38, wobei die Zahlen 34, 32, 36 und 38 für die einzelnen Synchäten sehr wahrscheinlich genau sind. Wir haben also wiederum bei den beiden großen Synchäten wie im Gehirn die kleinere Kernzahl. Martini gibt für *Hydatina* 22 Zellen an und Nachtwey für *Asplanchna* etwa 50.

Mit dem Gehirn steht das Mastaxganglion durch den N. pharyngeus (Abb. 37, 39, 62, *np*) in Verbindung. Von ihm selbst ausgehende Nervenstränge habe ich nicht beobachtet. Wahrscheinlich liegen sie im Sarcoplasma der Muskeln des Mastax verborgen.

3. Caudalganglion und ventrales Sinnesgrübchen des Fußes.

Das Caudal- oder Fußganglion (*gcd*) liegt bei *S. grimp.* auf der Ventralseite der Klebdrüsen, dort wo sie etwas auseinanderweichen und die Reservoire beginnen, bei *S. balt.* und *S. tav.* ebenfalls ventral, aber ganz nach oben gerückt, und bei *S. triophth.* links von der Klebdrüse. Bei *S. grimp.* ist es sehr langgestreckt und beschränkt sich auf den Zwischenraum, den die beiden Klebdrüsen freilassen, da die Kerne fast durchweg zu zweien nebeneinander liegen, während es sich bei *S. balt.* und *S. tav.* über beide Klebdrüsen ausbreitet, bei *S. triophth.* ist es als rundlicher Körper von etwa 7 μ Durchmesser ausgebildet. Länge zu Breite sind bei *S. grimp.* wie 21 : 7 μ und bei *S. balt.* 7 : 14 μ. Kernzahl: *S. grimp.* 16, *S. balt.* 14, *S. tav.* 21—22, *S. triophth.* 19 oder 21. Die Kerne liegen wiederum ganz symmetrisch. Sie gehören dem Typus c und d an. Bei *S. grimp.* sind sie in zwei untereinander liegende Anhäufungen zu je acht Kernen angeordnet.

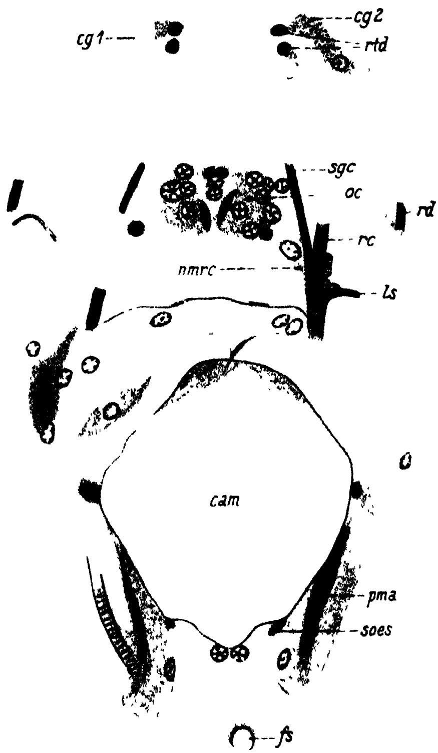


Abb. 60. *S. balt.* Frontalschnitt durch Mastax und Gehirn.

Das Caudalganglion steht mit dem N. principalis ventralis in Verbindung, nur bei *S. triophth.* konnte ich das nicht einwandfrei feststellen. Vom Ganglion selbst geht der N. sensualis ventralis pedis (*nsvp*) zu dem wimperlosen Sinnesgrübchen (*sg*), das sich unten auf der Ventralseite des Fußes befindet, bei *S. triophth.* auf der linken Seite, also der Lateraltasterseite. Es liegt bei *S. grimp.* oder *S. balt.* 14—18 μ über der Zehenspitze, bei den beiden anderen Synchäten 10 μ darüber. Es stellt ein kleines, etwa 2—3 μ tiefes Grübchen dar, das schräg nach unten gerichtet ist. In der Aufsicht hat es einen Durchmesser von 2,5—3 μ. Ein solches wimperloses Sinnesgrübchen ist bisher nur bei *Lepadella* und manchen

Notommata-Arten festgestellt worden. Es liegt dort aber dorsal oberhalb der Zehen (REMANE). Homologe, aber Sinnesborsten tragende Grübchen sind verbreitet. Weiterhin sieht man bei *S. balt.* je einen Nerven seitlich abgehen zum M. retr. pedis: den N. lateralis pedis (*nlp*), und einen 25 μ langen unpaaren Nerven, welcher der Dorsalseite der Blase zuläuft: der N. vesicalis (*nve*). Der letztere ist auch bei *Hydatina senta* vorhanden (»der aus dem Ganglion nach vorn hervorgehende Mediannerv...

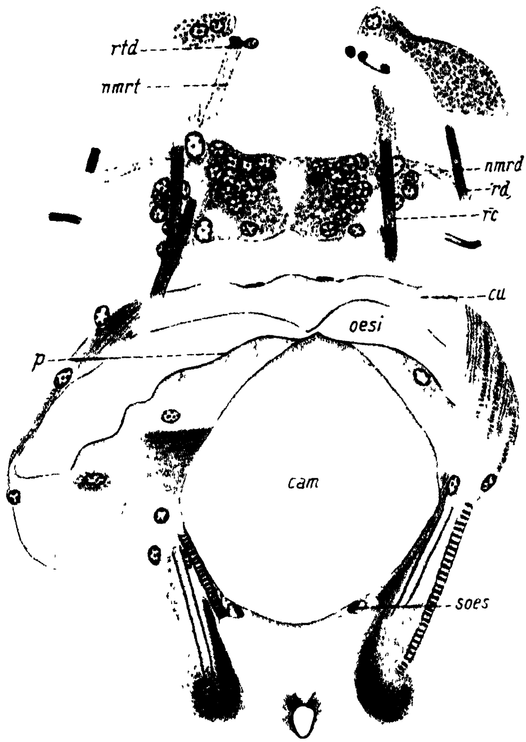


Abb. 61. Auf Abb. 60 ventralwärts folgender Schnitt.

zieht gegen den Blasenhals«; MARTINI). Bei *S. tav.* bemerkt man außer dem N. sensualis ventralis pedis noch einen unpaaren N. dorsalis pedis (*ndp*), der vom Caudalganglion zwischen den Klebdrüsen durch dorsalwärts nach unten bis an die Zehen zieht. Eben vor seinem unteren Ende besitzt der Nerv eine Anschwellung, in der sich vier 2,1—2,8 μ große Kerne befinden. Seine Funktion ist unbekannt, vielleicht innerviert er aber den M. retr. pedis, da ich für ihn sonst keinen Nerven gefunden habe. Damit wären bei dieser Synchäte und bei *S. balt.* der M. retr. pedis nur direkt vom Caudalganglion aus innerviert.

S. triophth. besitzt außer dem N. sensualis ventralis pedis noch den N. vesicalis (*nve*), der aber zum Unterschied gegen *S. balt.* paarig ist und der an die unteren Lateralseiten der Blase zieht, wo sich je vier Ganglienkerne anhäufen: das Ganglion vesicale (*gv*). Dieses entspricht dem »Ganglion vesicale laterale« MARTINIS bei *Hydatina*, das auf der einen Seite vier, auf der anderen fünf Kerne hat.

4. Gehirnnerven.

Vom Gehirn gehen zehn Paar größerer Nerven aus. Zu ihrer Benennung habe ich nach Möglichkeit die NACHTWEYschen Bezeichnungen genommen. Es innervieren:

1. Der N. principalis ventralis: Lateralstylus, Sphincter coronae, Lateral- und Ventralretractoren, Ringmuskeln, Lateraltaster, Caudalganglion und wahrscheinlich Dorsaltasterprotractoren und die »Eingeweide«.
2. N. sensualis dorsalis: den Dorsaltaster.
3. N. sens. frontis: die Stirntaster.
4. N. sens. dorsalis coronae: die Dorsalstyli.
5. N. epipharyngeus: das Epipharynxganglion, von dem die Mundtaster innerviert werden.
6. N. pharyngeus: das Mastaxganglion.
7. N. musculi retractor dorsalis: die Dorsalretractoren.
8. N. musc. retr. tentaculi dorsalis: die Dorsaltasterretractoren.
9. N. musc. retr. centralis: den M. retr. centralis.
10. N. musc. retr. frontis: den M. retr. frontis.

Bei *S. balt.* und *S. triophth.* habe ich den letzteren Nerven nicht gesehen, ebensowenig bei *S. grimp.* und *S balt.* einen Nerven, der die Aurikelretractoren innerviert. Bei *S. triophth.* wird dieser Muskel direkt vom Gehirn aus versorgt; außerdem tritt hier ein besonderer N. sens. lateralis coronae auf. Die Nerven von *S. tav.* sind mir nur zum Teil bekannt.

a) Nervus principalis ventralis und Lateraltaster.

Der N. princ. ventr. (*npv*) verläßt bei *S. grimp.* und *S. balt.* unten lateral, bei *S. triophth.* oben lateral das Gehirn. Er teilt sich bald in zwei Teile, der obere Ast zieht bei *S. grimp.* und *S. balt.* an den Lateralstylus und bei *S. grimp.* dann weiter zur Innervation an den M. retr. lat. medius. Bei *S. triophth.* verläuft er ventral am Lateralstylus vorbei, nimmt einen Nerven von diesem auf -- an dieser Stelle befinden sich vier 2 μ große Ganglienkerne — und setzt sich dann fort bis zum M. retr.

lat. medius, an dem zwei Ganglienkerne liegen und den er dann für seinen weiteren Verlauf als Stütze benutzt. Der andere Teil, der Ramus dorsalis (*rdv*), geht bei dieser Synchäte dorsalwärts an den ersten und zweiten Teilmuskel des Sphincter coronae.

Der untere Ast spaltet sich bei den beiden ersteren nochmals, und zwar geht ein Teil an den M. retr. lat. medius (hier wird wahrscheinlich

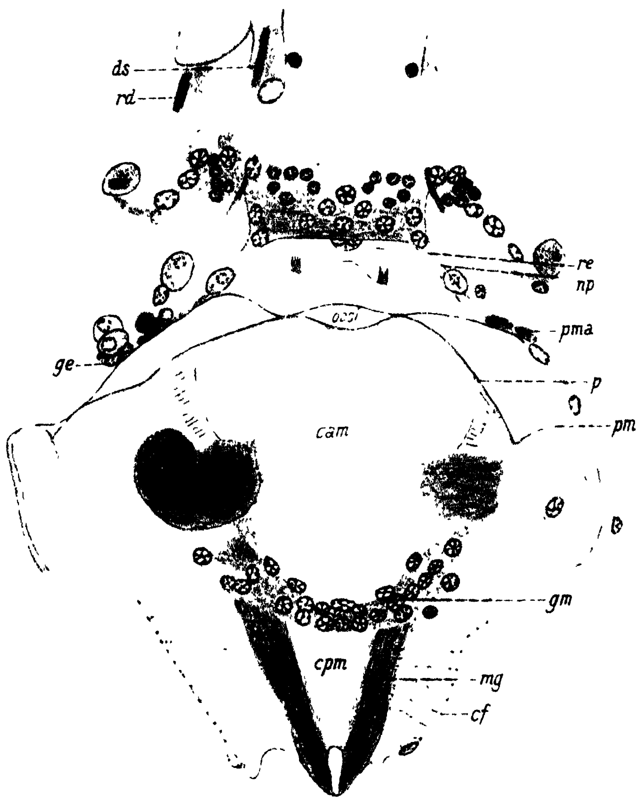


Abb 62. Auf Abb. 61 folgender Schnitt.

auch der diesen Muskel innen überkreuzende M. retr. lat. superior innerviert). Bei *S. grimp.* handelt es sich wohl nur um eine mechanische Verbindung mit dem M. retr. lat. medius, da dieses Muskel schon weiter oben innerviert wurde. Der andere Teil, der Ramus dorsalis (*rdv*), läuft schräg dorsalwärts, und zwar bei *S. grimp.* an die Aurikelmatrix und an den zweiten und dritten Teilmuskel des Sphincter coronae, bei *S. balt.* nur an den ersten und zweiten Teilmuskel dieses Sphincters.

Mit dem Sphincter ist der Ramus dorsalis bei allen Synchäten so eng verschmolzen, daß man seinen weiteren Verlauf nicht sieht. Man bemerkt nur, wie auch die Abbildungen zeigen, meistens symmetrisch gelegene, quer verlaufende Nervenfasern, welche die nicht direkt innervierten Teile des Sphincters versorgen. Das ist namentlich bei *S. grimp.* der Fall, da sie nicht so viele Muskelbrücken wie *S. balt.* besitzt. Bei ihr geht außerdem je eine Nervenfaser von dem ventralen Mittelstück

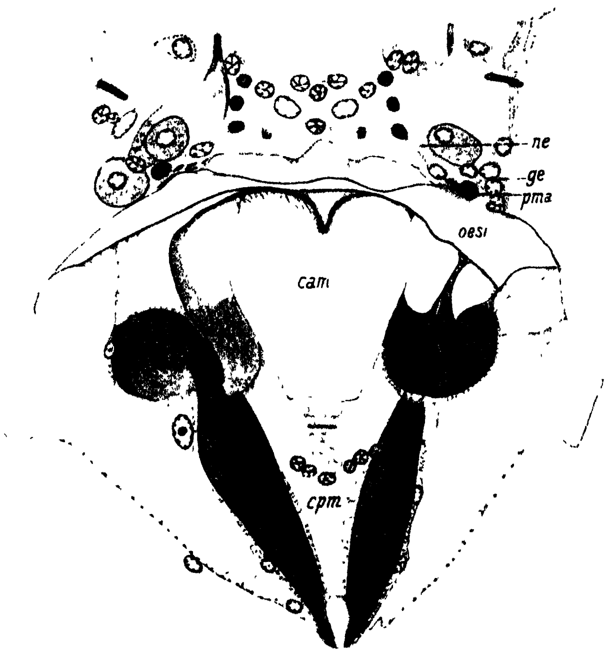


Abb 63. Auf Abb. 62 folgender Schnitt.

des dritten Teilmuskels aus und verläuft lateralwärts am Integument entlang bis zum ersten Ringmuskel, so daß dieser dieselben Funktionen wie der Sphincter coronae haben muß.

Der Hauptstamm des N. princ. ventralis zieht also an den M. retr. lat. medius und benutzt ihn, weiter unten auch den M. retr. lat. inferior, den er dabei innerviert, als Stütze für seinen weiteren Verlauf. Bei *S. balt.* gibt er eben unter dem Sphincter coronae eine zarte Nervenfaser ab, die dorsalwärts an den Dorsaltasterprotractor zieht, wahrscheinlich aber nicht diesen innerviert, da seine Innervationsstelle weiter unten auf der Höhe zwischen dem zweiten und dritten Ringmuskel liegt, sondern an die Enden des unmittelbar daran grenzenden ersten

Ringmuskels geht. Etwa in Höhe des ersten Ringmuskels zweigt bei allen Synchäten, auch bei *S. tav.*, ein stärkerer Nerv, der **Ramus ventralis** (*rvv*), vom N. princ. ventralis ab und innerviert den M. retr. ventralis. Außer bei *S. triophth.* ist dieser Ramus auf der Ventralseite durch eine Commissur vollkommen geschlossen. An seinem Ausgangspunkt liegt bei *S. grimp.* ein 3,5 μ großer Ganglienkern, bei *S. triophth.* deren drei, 2 μ groß. An der Innervationsstelle des M. retr. ventr. befinden sich bei dieser Synchäte ebenfalls drei Kerne von derselben Größe und bei *S. balt.* ein 2,8 : 3,5 μ großer Ganglienkern.

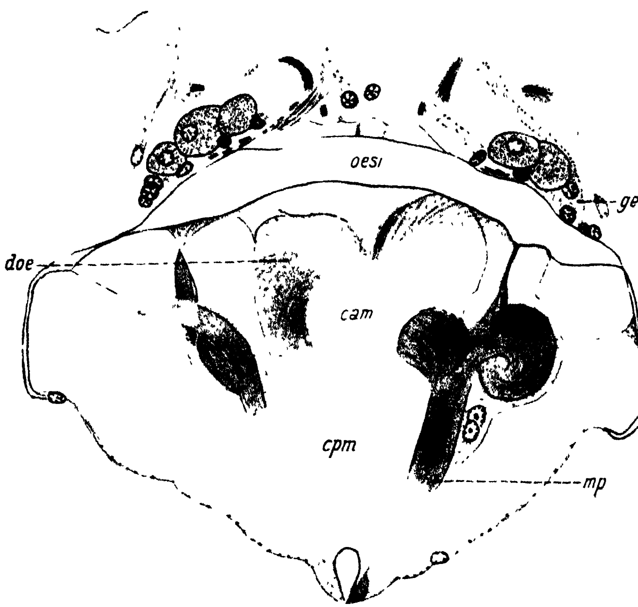


Abb. 64. Auf Abb. 63 folgender Schnitt.

Vom Ausgangspunkt des Ramus ventr. geht bei *S. grimp.* und bei *S. balt.* vom N. princ. ventralis an den *M. lateroventr.* anterior ein Nerv ab, der bei der letzteren breit ansetzt und dort einen Ganglienkern besitzt. Bei dieser Synchät setzt er sich fort, indem er zunächst am unteren Ende des M. lateroventr. anterior herabläuft und dann den M. protr. tent. dorsalis innerviert. Dort befindet sich ebenfalls ein Kern.

Dann gibt der N. princ. ventralis einen dritten Ramus ab, den **Ramus lateralis** (*rlv*). Dieser entspringt bei *S. grimp.* eben über dem vierten Ringmuskel und spaltet sich gleich in vier Fasern (*nf* 1—4). Sie laufen 1. an den kleinen M. sphincter corporis ventralis, 2. an den Magen,

wo sie zwischen Magendrüsen und Magen ansetzen und wahrscheinlich nicht nur an dieser Stelle den Darmtractus, sondern auch die Protonephridien innervieren, 3. an den dritten Ringmuskel und 4. an den vierten Ringmuskel. Wahrscheinlich wird von dem Nerven des dritten Ringmuskels aus der M. protr. tent. dorsalis und der zweite Ringmuskel innerviert, da ich sonst keine besonderen Nerven für diese Muskeln gefunden habe. Vielleicht sind die beiden Kerne über dem dritten Ringmuskel Ganglienkerne. Der Nerv, der zum vierten Ringmuskel zieht, hat größere Bedeutung; denn er setzt sich genau in der Laterallinie

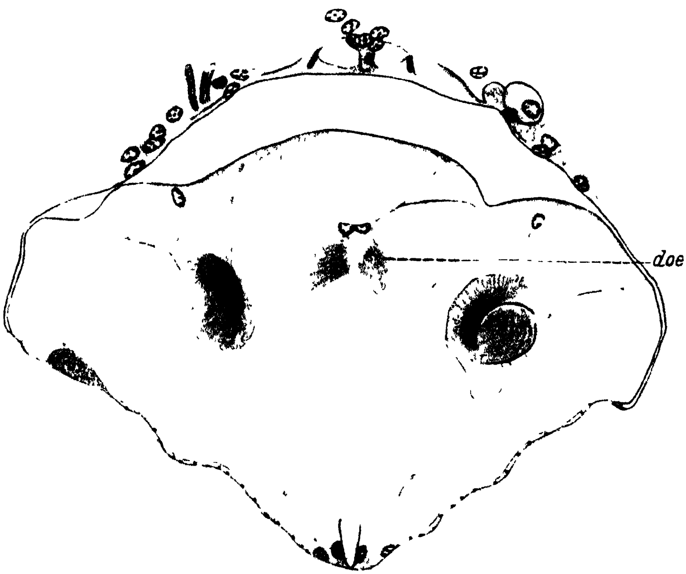


Abb. 65 Auf Abb. 64 folgender Schnitt.

fort bis zum fünften und sechsten Ringmuskel. Es schmiegt sich dabei je ein Ganglienkern den Ringmuskeln an. Seinen weiteren Verlauf konnte ich nicht genau feststellen. Er scheint dorsalwärts an den M. retr. pedis und den siebenten Ringmuskel zu laufen, setzt sich dann aber noch weiter fort. Vorher kreuzt er sich mit einem Nerven, der quer vom M. retr. ventralis zum dorsalen M. retr. pedis herüberzieht.

Bei *S. balt.* entspringt der Ramus lateralis (*rlv*) schon über dem zweiten Ringmuskel. Auf der Höhe zwischen dem zweiten und dritten Ringmuskel spaltet er sich ebenfalls in vier Fasern (*nf* 1—4), welche 1. an den zweiten Ringmuskel, 2. an die Stelle zwischen Magen und Magendrüse, 3. an den dritten Ringmuskel und 4. an den vierten Ringmuskel ziehen. Vergleicht man sie mit den Nervenfasern *nf* 1—4 von

S. grimp., so bemerkt man, daß bei *S. balt.* der M. sphinct. corp. ventralis von hier aus nicht innerviert wird (wahrscheinlich vom Hauptstamm des N. princ. ventralis aus über den M. lateroventr. post.), daß statt dessen aber eine besondere Nervenfaser an den zweiten Ringmuskel zieht. *nf* 2 –4 entsprechen einander. In auffälliger Übereinstimmung mit *S. grimp.* ist bei *S. balt.* die besondere Innervierung des dritten Ringmuskels, obgleich er sich bis auf die Lateralseite erstreckt. *nf* 3 könnte ebensogut an die anderen Ringmuskeln weiterlaufen. Statt dessen ist aber die Nervenfaser 4 (*nf* 4) vorhanden, die gestaffelt an den

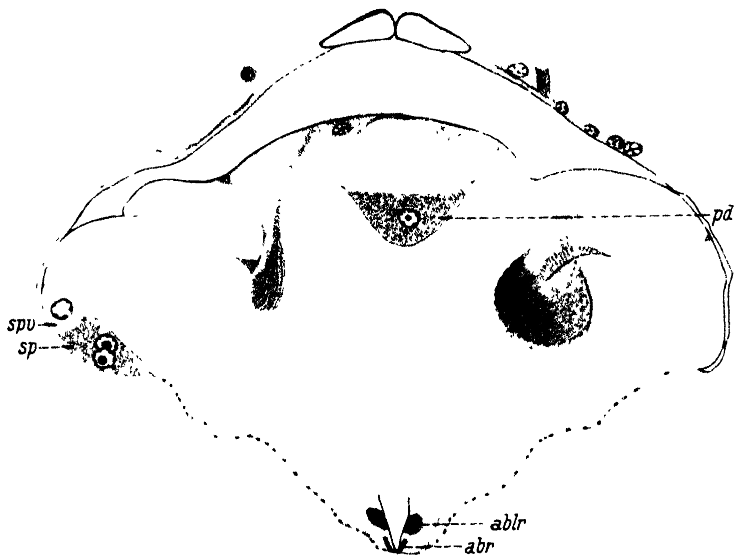


Abb. 66. Auf Abb. 65 folgender Schnitt

Ringmuskeln 4, 5 und 6 ansetzt. Zwischen 5 und 6 lehnt sie sich ein kleines Stück dem M. lateroventr. posterior an. Es handelt sich wahrscheinlich nur um eine mechanische Verbindung. An den einzelnen Ringmuskeln liegt je ein 2 μ großer Kern, am fünften Ringmuskel liegen deren zwei. Nach dem sechsten Ringmuskel setzt sich die Nervenfaser ebenfalls noch weiter fort, aber auch hier konnte ich ihren Verlauf wegen der schwierigen Beobachtungsbedingungen nicht genau feststellen.

Bei *S. tav.* erkennt man lateral zwischen dem dritten und siebenten Ringmuskel eine Nervenfaser, die *nf* 4 der vorigen Synchäten entspricht und die ich deshalb mit *rlv* (*nf* 4) bezeichne. Leider habe ich den weiteren Verlauf nach oben nicht untersucht. Aber es scheint ein besonderer

Nerv für den dritten Ringmuskel zu fehlen. Auch hier schmiegen sich 1,5 μ große Ganglienkerne den Ringmuskeln an. Beim dritten Ringmuskel liegt einer, beim vierten deren zwei und beim fünften bis siebenten je ein 1,5 μ großer und ein kleinerer Kern, der nur 1 μ im Durchmesser mißt.

Bei *S. triophth.* lassen sich die auf der Lateralseite gelegenen Nervenfasern des Ramus lateralis nur sehr schwer erkennen, da man das Tier wegen der großen Wimperohren nicht von der Seite beobachten kann. Man sieht nur eine auf der Höhe zwischen dem zweiten und dritten Ringmuskel direkt am N. princ. ventralis entspringende Faser, die ich ebenfalls als *rlv* (*nf* 4) bezeichne, da sie die Ringmuskeln 3—7 innerviert. Also auch hier haben wir wie bei *S. tav.* keinen besonderen Nerven für den dritten Ringmuskel. Noch ein weiterer Unterschied gegenüber den anderen Synchäten ist vorhanden. Zwischen dem fünften und sechsten Ringmuskel biegt sich der Nerv nach innen vor und sendet eine

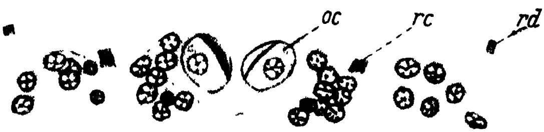


Abb. 67. *S. balt.* Querschnitt durch Gehirn und Augen.

Faser an den Magen — dort wo sich die paarigen Wimperkölbchen befinden — und eine nach oben ventralwärts an den Hauptstamm des N. princ. ventralis. Auch bei dieser Synchäte liegt je ein 2 μ großer Ganglienkern an den Ringmuskeln 3—7. Außerdem fallen am oberen Teil des N. princ. ventralis selbst in regelmäßigen Abständen nervöse Anschwellungen auf, in denen sich meistens zwei Ganglienkerne befinden.

Wenn wir jetzt den Verlauf des Hauptstammes von N. princ. ventralis bei allen Synchäten weiter verfolgen, so läuft er am M. retr. lat. inferior oder medius oder an beiden herab. Wahrscheinlich innerviert er bei *S. balt.* den M. lateroventr. posterior, wo dieser die beiden Lateralretractoren auf deren Innenseite kreuzt.

Dann kommt die letzte wichtige Abzweigung des Nerven: der Ramus sensualis lateralis (*rslv*), der den Lateraltaster (*lt*) innerviert. Bei *S. grimp.* geht er etwa auf der Höhe des siebenten Ringmuskels ab, dort wo der M. retr. lat. inferior lateralwärts eine Muskelfaser abgibt. Vor dem Lateraltaster besitzt er eine Ganglienzelle in Gestalt einer keulenförmigen Anschwellung, in der ein ovaler 3,5 : 5,6 μ großer Kern liegt. Diese Ganglienzelle tritt an eine kugelige hohle Erweiterung heran,

die auf einer kleinen Erhöhung auf den seitlichen Vorsprüngen für den Lateraltaster nach unten mündet. Vom Grunde dieser kugeligen Erweiterung erheben sich starke Sinneshärchen, die durch die Öffnung nach außen treten und etwa 10 μ hervorragen.

Bei *S. balt.* zweigt sich der 0,7 μ dicke und 100 μ lange Ramus sens. lateralis (*rslv*) auf der Höhe des dritten Ringmuskels ab, dort wo der M. lateroventr. post. die M. retr. laterales medius et inferior kreuzt. Der Lateraltaster ist etwas auf die Ventralseite verschoben und liegt auf der Höhe des sechsten Ringmuskels. Der Ramus besitzt nur die keulenförmige Anschwellung, die 4 : 10 μ mißt. Leider habe ich nicht auf die Anzahl der darin befindlichen Kerne geachtet. Der Lateraltaster ragt 3 μ über die Körperwandung heraus. Die Tasthärchen sind 7 μ lang.

Bei *S. tav.* spaltet sich der Ramus sens. lateralis (*rslv*) ebenfalls etwa in Höhe des dritten Ringmuskels ab. Auch hier ist der Lateraltaster etwas auf die Ventralseite verschoben. Er durchbricht den sechsten Ringmuskel dicht vor dessen Endinsertion. In der 4 : 14 μ messenden Anschwellung liegen zwei Kerne. Die Lateraltasteröffnung ist 1,5 μ groß.

S triophth. ist in diesem Punkt ganz asymmetrisch gebaut. Der Ramus sens. lateralis (*rslv*) der linken Seite geht etwa schon auf der Höhe des zweiten Ringmuskels vom N. princ. ventralis ab, während der rechte sich erst auf der Höhe des vierten Ringmuskels abzweigt, dort wo der M. retr. ventralis mit dem M. retr. lat. medius zusammenläuft. Der linke Lateraltaster, der 20 μ von der Zehenspitze entfernt mündet, gleicht in der Form etwa dem von *S. grimp.* In der 3,5 : 10 μ großen Ganglienzelle liegen zwei Kerne, die 2,8 μ messen und sehr chromatinarm sind. Die kugelige Erweiterung (3,5 : 5 μ) mündet aber nicht direkt nach außen, wie bei *S. grimp.*, sondern es ist ein 7 μ langer enger Gang eingeschaltet. Die Sinneshärchen, die ebenfalls schon in dieser Erweiterung ansetzen und den langen Gang durchlaufen, ragen 15—20 μ aus der Öffnung hervor. Der rechte Lateraltaster ist rudimentär. Er liegt direkt unter dem siebenten Ringmuskel und besitzt keine Öffnung und keine Sinneshärchen. Die Ganglienzelle mißt 2,8 : 5 μ und ist ohne Kern.

Nun ist noch der letzte Abschnitt des N. princ. ventralis zu besprechen. Er löst sich als dünne Faser von dem ihm als Stütze dienenden Muskel ab — bei *S. grimp.* auf der Höhe der Aftermündung, bei *S. balt.*, *S. tav.* und wahrscheinlich auch *S. triophth.* auf der Höhe des fünften Ringmuskels — und läuft dem Caudalganglion zu. Bei *S. balt.* gibt er auf seinem Wege eine Faser an die Harnblase ab. Damit hätten wir bei dieser Synchäte ungefähr dieselben Verhältnisse, wie sie Mar-

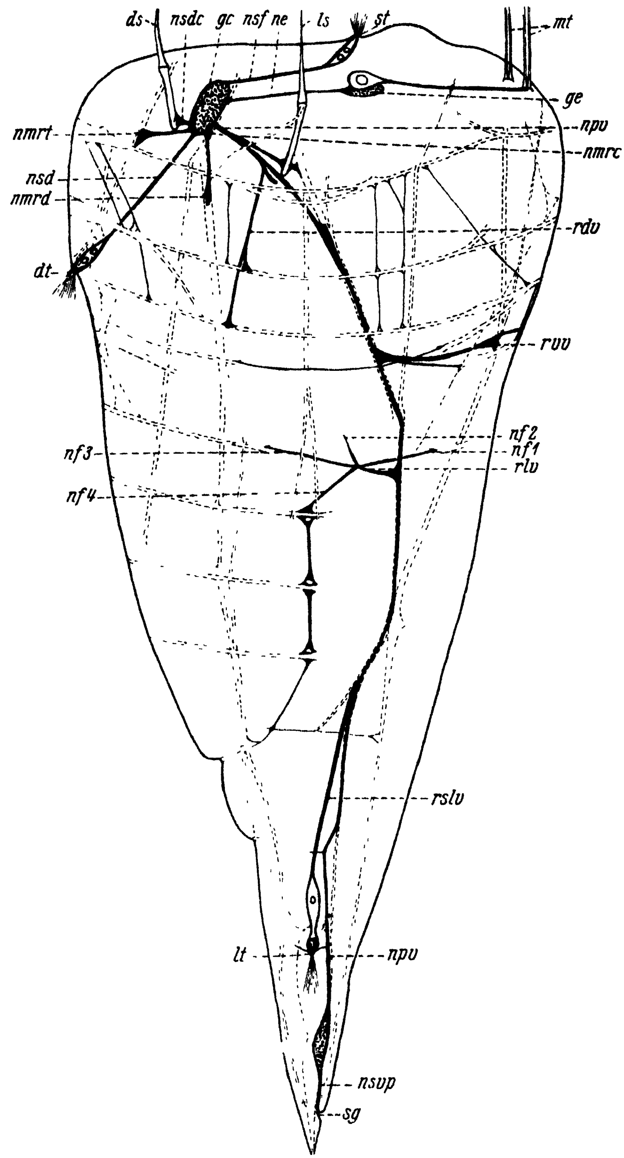


Abb. 68. *S. grimp* Seitenansicht des Nervensystems ohne Mastaxganglion. Muskeln und Klebdrüsen sind durch Strichelung gekennzeichnet.

TINI bei *Hydatina* darstellt. Eine mediane Faser vom Caudalganglion (N. vesicalis bei *S. balt.*) und eine paarige Verbindung mit dem Hauptventralnerven. Blasenganglien fand ich allerdings nur bei *S. triophth.*;

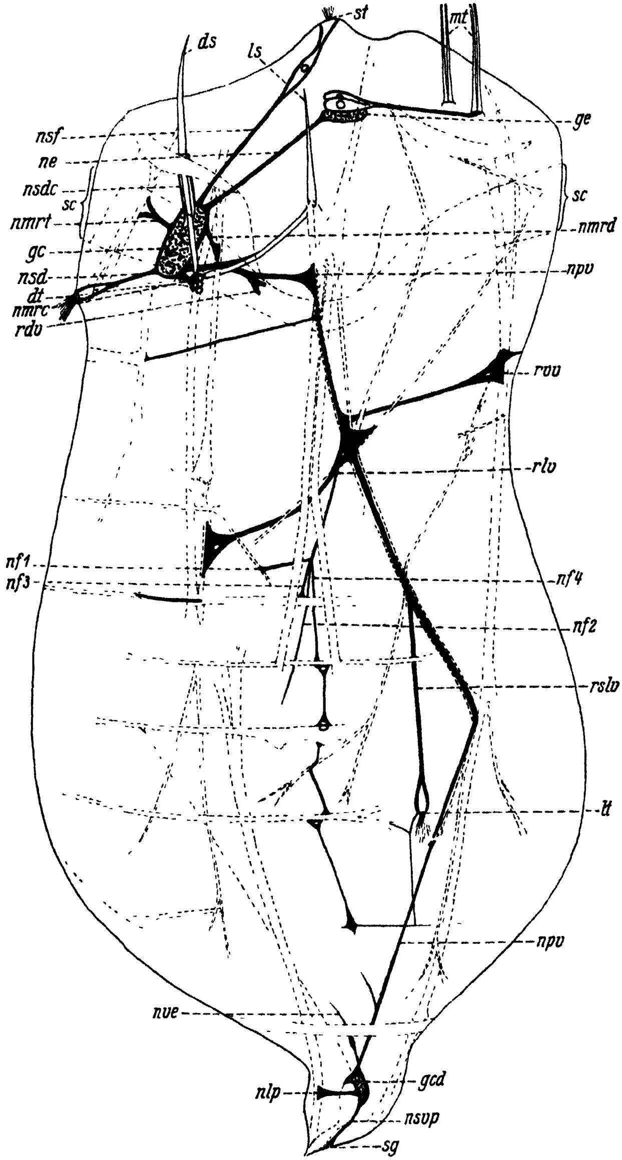


Abb. 69. *S balt.* Seitenansicht des Nervensystems ohne Mastaxganglion. Muskeln, Wimperkranzmatrix und Klebdrüsen sind durch Strichelung gekennzeichnet.

hier sind die Nervenverhältnisse im Fuß, wie schon angegeben, besonders verwirrt. Es bestehen Querverbindungen, deren Verlauf ich nicht genau feststellen konnte.

Wiederholen wir in groben Zügen den Verlauf des N. princ. ventralis bei allen Synchäten, so geht er von den Seiten des Gehirns aus, steht mit dem Lateralstylus in Verbindung, gibt den Ramus dors. an den Sphincter coronae ab, lehnt sich dann an die schräg ventralwärts verlaufenden Lateralretractoren an und endigt im Caudalganglion. Während seines mittleren Verlaufes zweigen sich der Ramus ventr. an den Ventralretractor, der Ramus lat. an die Ringmuskeln und »Eingeweide« und der Ramus sens. lat. an die Lateraltaster ab.

Sucht man nach einem ähnlichen Nerven bei anderen Rädertieren, so kann man ihn ohne weiteres dem »N. principalis« MARTINIS bei *Hydatina* gleichsetzen. Nur nebensächliche Unterschiede sind vorhanden. Der den Lateraltaster innervierende »N. sens. lateralis« spaltet sich bei *Hydatina* schon sehr weit oben ab, also in ähnlicher Weise wie der linke Lateraltasterramus bei *S. triophth.* Die einzelnen »Ganglien« am »N. principalis« dürften den Anhäufungen von Ganglienkernen am N. princ. ventralis von *S. triophth.* entsprechen. Bei *Hydatina* werden zweifelsohne nicht nur die oberen Ringmuskeln von diesem Nerven aus innerviert, sondern auch der sechste, siebente und achte Ringmuskel; denn »die kernhaltigen ‚Schleier' zwischen den Ringmuskeln von *Hydatina senta* (MARTINI, Fig. 2a) stellen durch Nerven verbundene Ganglienzellen dar« (NACHTWEY), die gestaffelt ansetzen, etwa wie bei *S. balt.* Die Annahme NACHTWEYS jedoch, daß MARTINI einen direkt vom Gehirn zu den Ringmuskeln ausgehenden Nerven übersehen hätte, besteht wohl nicht zu Recht. Bei *Discopus synaptae* (ZELINKA) wird der Ringmuskelnerv ebenfalls vom ventralen Hauptnerven innerviert. Es ist aber schon eine direkte Verbindung zum Gehirn vorhanden. Bei *Asplanchna priodonta* (NACHTWEY) schließlich werden die von Ringmuskeln abgeleiteten Transversalmuskeln vom Ramus lat. des dorsalen Hauptnerven innerviert. Doch es ist auch ein »N. princ. ventralis« ausgebildet, der mit dem unsrigen viel Ähnlichkeit aufweist, z. B. innerviert er durch den »Ramus dorsalis« den Sphincter coronae und durch den »R. lateralis« den »Ventraltaster« (= Lateraltaster) und endet schließlich auch im Caudalganglion. Das Gebiet des bei *Synchaeta* u. a. einheitlichen N. princ. ventralis hat sich also bei *Asplanchna* in zwei selbständige Nerven (N. princ. ventralis und N. princ. dorsalis) geteilt.

b) N. sensualis dorsalis und Dorsaltaster.

Der N. sens. dorsalis (*nsd*) entspringt bei allen Synchäten als paariger Nerv auf der Unterseite des Gehirns — bei *S. triophth.* direkt dorsal vor dem M. subcerebralis. Das Paar ist hier 10 μ voneinander entfernt.

Nach Abb. 50 könnte man für *S. balt.* einen oberen Ursprung vermuten, doch sind auf dieser Serie die Lagebeziehungen nicht »ungestört«. In der Wurzel des Dorsaltasternerven liegt je ein Ganglienkern ziemlich weit vorgeschoben, der dem Typus a angehört. Der Nerv selbst ist etwa 1 μ dick und bei *S. triophth.* 28—35 μ lang. Er läuft konvergierend dem unpaaren Dorsaltaster (*dt*) zu. An seinem Ende befindet sich je eine Ganglienzelle, die unmittelbar vor dem Dorsaltaster miteinander verschmelzen. In ihnen liegen je zwei Kerne, wenigstens bei *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. triophth.* Der Dorsaltaster selbst besitzt eine kreisrunde Öffnung, die bei *S. grimp.* 2,8 μ, bei *S. balt.* 4,2 μ und bei den beiden anderen Synchäten 3,5 μ im Durchmesser mißt und von einem Cuticularring umgeben ist. Aus der Öffnung treten starre Sinneshärchen heraus — bei *S. tav.* etwa 12 —, die schräg nach unten gerichtet sind. Ihre Länge beträgt bei *S. tav.* 7—11 μ, bei *S. triophth.* 14 μ. Der Dorsaltaster befindet sich bei *S. grimp.* auf der Höhe des dritten Teilmuskels des Sphincter coronae, 14 μ über dem ersten Ringmuskel, bei *S. balt.* 20 μ, bei *S. tav.* 10 μ auf einer Vorwölbung der Körperwandung und bei *S. triophth.* direkt über dem ersten Ringmuskel. Bei den beiden ersteren Synchäten bemerkt man unter ihm zwei in der Medianlinie liegende Hypodermiskerne, bei den letzteren zu beiden Seiten je einen Kern.

Bei *Hydatina senta*, bei der der »N. sensualis dorsalis« (Martini) und der Dorsaltaster in ähnlicher Weise ausgebildet sind, sieht man ebenfalls zwei in der Medianlinie liegende Hypodermiskerne, die ihren Platz aber über dem Dorsaltaster haben.

c) N. sensualis frontis und Stirntaster.

Der paarige N. sens. frontis (*nsf*) ist dem gleichnamigen Nerven von *Asplanchna priodonta* (Nachtwey) homolog. Er entspricht wahrscheinlich, wie es schon Nachtwey festgestellt hat, dem »N. procurrens lateralis» Martinis bei *Hydatina senta.*

Der Nerv geht bei den Synchäten vom oberen Rand des Gehirns aus der Mitte des Kopfes zu. Am Ende besitzt er eine langgestreckte, etwa 4 μ breite, keulenförmige Ganglienzelle, in der sich bei *S. grimp.* zwei Kerne, bei *S. balt.*, *S. triophth.* und wahrscheinlich auch *S. tav.* je ein Kern vom Typus a befindet. Durch eine Öffnung in der Cuticula tritt aus jeder Zelle ein Büschel feiner, starrer Sinneshärchen nach außen, die bei *S. tav.* und *S. triophth.* 10—14 μ lang sind.

Die Stirntaster münden bei *S. balt.* und *S. tav.* nebeneinander auf einer buckelförmigen Vorwölbung der Körperwandung, bei *S. grimp.* 14 μ und bei *S. triophth.* 10 μ voneinander entfernt auf ganz kleinen Er-

höhungen. Bei diesen Synchäten sind sie durch das Ligamentum intertentaculare frontis verbunden. Bei *S. balt.* bemerkt man dorsal vor ihnen ein Paar kleinerer Muskeln, deren Verlauf ich aber nicht weiter verfolgen konnte.

d) N. sensualis dorsalis coronae, Dorsal- und Lateralstyli.

Der den Dorsalstylus (*ds*) innervierende N. sensualis dorsalis coronae (*nsdc*) ist dem gleichnamigen Nerven NACHTWEYS bei *Asplanchna priodonta*, der sich an die Sinneszelle *szc* 1 des »Nackentasters« begibt, homolog. Bei *Hydatina senta* entspricht er dem »N. lateralis superior«, der an die Zellen *c* 1 und *Co* 7 herantritt, wovon die erstere die Matrix für die dorsalen »Soies sensorielles« DE BEAUCHAMPS bildet. Die Dorsalstyli, die man bei anderen Rädertieren als »dorsolaterale Sinnesmembranellen« (REMANE) bezeichnet, erheben sich bei *S. balt.*, *S. tav.* und *S. triophth.* auf einer kleinen Erhöhung direkt hinter der dorsalen Wimperkranzmatrix, bei den beiden letzteren liegen sie 42—46 μ voneinander entfernt. Bei *S. grimp.* sind sie aus dem Circumapicalband auf das Apicalfeld gerückt. Sie sind, wie auch die Lateralstyli, schlank griffelförmig und bestehen aus miteinander verkitteten, besonders langen Wimpern. Der frei hervorragende Teil endet mit einer Spitze, die leicht nach innen geneigt ist. An Länge mißt er bei *S. grimp.* 32 μ, bei *S. balt.* etwa 60 μ und bei *S. tav.* und *S. triophth.* 28—35 μ.

Die stabförmige, nach dem Gehirn zu gerichtete Fortsetzung nach innen ist bei *S. grimp.* und *S. tav.* 32 μ, bei *S. balt.* 42—56 μ und bei *S. triophth.* 28 μ lang. Sie stellt, wie man auf Schnitten erkennt (Abb. 40, 62), eine langgestreckte Sinneszelle dar, in der das Tastmembranell bis auf den Grund wurzelt und in der ein großer chromatinarmer Kern liegt. Die Zelle wird durch den N. sensualis dorsalis coronae, der seitlich dorsal das Gehirn verläßt, innerviert. Der M. retr. frontis, der neben der Austrittsstelle des Dorsalstylus inseriert (*S. triophth.*) oder an ihr vorbeiläuft (*S. grimp.*), bewegt wahrscheinlich den Stylus durch leichtere Kontraktionen oder legt ihn beim Zusammenziehen des Tieres um. Bei *S. balt.* setzt in der Nähe ebenfalls ein kleiner, 0,7 μ breiter Muskel an, dessen Verlauf ich aber nicht genau verfolgen konnte. Erwähnt sei noch, daß der M. subcerebralis bei *S. grimp.* eine Faser an das untere Ende des Dorsalstylus entsendet. Bei *S. tav.* laufen vom Dorsalstylus zwei 0,4 μ dicke Fasern — ob Nerven, Muskeln oder Aufhängebänder, kann ich nicht entscheiden — divergierend dem M. retr. dorsalis zu.

Im Anschluß an den Dorsalstylus soll der gleichgebaute Lateralstylus besprochen werden. Er ist bei allen Synchäten aus dem Circum-

apicalband nach innen gerückt und erhebt sich von mehr oder minder großen, hügelartigen, oberhalb der Wimperohren gelegenen Vorsprüngen. Die Länge des äußeren und inneren Abschnittes ist dieselbe wie beim Dorsalstylus. nur bei *S. balt.* und bei *S. triophth.* ist der Innenteil etwas länger, nämlich 70 μ und 37 —42 μ. Die Breite ist auch dieselbe, nämlich 3 μ. Bei der Austrittsstelle verbreitern sich die Styli ungefähr auf das Doppelte. Innen verlaufen sie leicht gebogen dorsalwärts und enden in der Nähe des Gehirns. Die Innervierung erfolgt bei *S. grimp.* und *S. balt.* durch eine Abzweigung des N. princ. ventralis, die sich bei der ersteren weiter fortsetzt bis zum M. retr. lat. medius, bei *S. triophth.* durch einen besonderen Nerven, den N. sens. lat. coronae (*nslc*), der von den Seiten des Gehirns ausgeht. Von dem Stylus selbst wird eine Nervenfaser an den N. princ. ventralis abgegeben.

Auf der Innenseite des Vorsprunges für den Lateralstylus liegt bei *S. triophth.* ein Wimpergrübchen (*wg*). Das Integument vertieft sich an dieser Stelle etwas und ist mit feinen Härchen besetzt. Außerdem bemerkt man an den Abhängen des Vorsprunges winzige kleine Borsten oder Cilienwurzeln, die die Oberfläche durchsetzen. Bei *S. grimp.* ist das Wimpergrübchen ebenfalls vorhanden. Am Rande besitzt es einen Durchmesser von 6 μ. Es liegt aber an der Außenseite des Vorsprunges. Wahrscheinlich wird es auch bei den anderen beiden Synchäten anzutreffen sein.

Sucht man nach Homologa für Lateralstyli, Wimpergrübchen und deren Sinneszellen, so findet man sie in den Zellen *szc* 2 und 3 von *Asplanchna priodonta* und *Co* 8 -12 von *Hydatina senta*, dem »Seitensinnesorgan der Krone« (Martini), das bei *Asplanchna* durch den »N. sens. lat. coronae« und bei *Hydatina* durch den »N. lateralis medius« innerviert wird. Bei *Asplanchna* fand Nachtwey außer dem Membranell, dem Flimmergrübchen und dem Cilienwurzelfeld noch eine Ocelle.

Martini deutet die Membranellen nur als »Hilfsapparate von Sinnesorganen«, die dazu dienen, den in der Nähe liegenden »sensiblen Nervenendigungen« einen lebhaften Wasserstrom zuzuführen, während de Beauchamp und Nachtwey glauben, daß sie selbst Tastfunktionen vermitteln. Für die Synchäten schließe ich mich dieser letzten Ansicht an; denn 1. habe ich nie eine Eigenbewegung der Styli beobachtet, 2. wurzeln sie in einer Sinneszelle, die vom Gehirn aus innerviert wird, 3. stehen sie direkt mit dem Hauptkörpernerven, dem N. princ. ventralis, in Verbindung, was allerdings nur für die Lateralstyli von *S. triophth.* zutrifft — bei den anderen Synchäten indirekt — und 4. wird den Flimmergrübchen, für die der lebhafte Wasserstrom bestimmt sein könnte und

die nach NACHTWEY wahrscheinlich auf chemische Reize reagieren, schon durch die Schwimm- und Räderbewegungen genügend frisches Wasser zugeführt. Man kann die Styli gewissermaßen mit Fühlern vergleichen. Stößt das Tier mit ihnen auf irgendeinen größeren Gegenstand, so zieht es sich sofort zusammen.

e) N. epipharyngeus, Epipharynxganglion und Mundtaster.

Oben an der Ventralseite des Gehirns entspringt der paarige N. epipharyngeus (Abb. 36, *ne*) und zieht ventralwärts schräg nach oben zum Epipharynxganglion (Abb. 37, *ge*). Dieses befindet sich beiderseits auf dem Pharynx oder Mastax neben dem darüberlaufenden M. protr. manubrii und besteht bei *S. grimp.* aus wahrscheinlich je elf Kernen, bei *S. balt.* aus je neun und bei *S. triophth.* je zehn Kernen. Die Größe der Kerne beträgt bei den beiden ersteren Synchäten 2 μ und bei *S. triophth.* 1,7 –2 μ. Bei letzterer Art fand ich beiderseits auf dem Wege vom Ganglion zum Gehirn je acht konstante Kerne derselben Größe. Vielleicht liegen sie im Nerven selbst.

Auf dem Ganglion liegen drei große keulenförmige Zellen, die bei *S. balt.* 5 : 20 μ und bei *S. triophth.* 5,6 : 7 μ messen. Bei dieser Synchäte ist eine Zelle jedoch reduziert und mißt nur 3,5 μ. Sie kann auch ganz fehlen. In den Zellen sieht man je einen chromatinarmen Kern, wie er uns schon bei den Sinneszellen der Dorsalstyli begegnet ist und der bei *S. grimp.* 3,5 μ, bei *S. balt.* 2 μ und bei *S. triophth.* 2,8—3,5 μ groß ist. Die Zellen sind die Sinneszellen für die Mundtaster. Sie laufen ventralwärts in einen ganz dünnen Hals aus. Dabei vereinigen sich bei *S. balt.* und wahrscheinlich auch bei *S. grimp.* die Stränge der beiden äußeren Sinneszellen – bei *S. tav.* habe ich noch nicht darauf geachtet –– und legen den kürzeren Weg zum äußeren Mundtaster zurück. Die innere Sinneszelle gehört zum anderen Mundtaster, der weiter ventralwärts gelegen ist. Für *S. triophth.* veranschaulicht Abb. 12 diese Verhältnisse. Der Ausläufer der äußeren Zelle ist 11 μ, der der inneren Zelle 18 μ lang, und beide sind je 0,7 μ dick. Über den Zellen liegt je ein Hypodermiskern.

Die Mundtaster stehen auf kleinen Erhöhungen seitlich vom Mund. Es sind zwei Paar vorhanden. Jeder Taster besteht aus zwei steifen Membranellen, die sich wie die Styli aus verkitteten Wimpern zusammensetzen. Sie sind bei *S. grimp.* etwas länger, bei den anderen Synchäten etwas kürzer als die Styli, neigen sich an der Spitze leicht der Mundöffnung zu, wurzeln jedoch nicht wie die Styli tief in ihren Sinneszellen. Bei *S. tav.* sind die Paare etwa 36 μ voneinander entfernt, bei *S. triophth.* das äußere Paar 50 μ und das innere 42 μ.

Die Mundtaster sind fraglos den ventralen »Soies sensorielles« DE BEAUCHAMPS bei *Hydatina senta* homolog. Sie sind nur besonders weit aus dem Circumapicalband nach innen gerückt, namentlich bei *S. tav.* und *S. triophth.*, da sich die ventrale Wimperkranzmatrix bei ihnen nicht wie bei den beiden anderen Synchäten mit um die Mundöffnung legt. Bei *Asplanchna priodonta* entsprechen sie den zwei Paar Membranellen der Ventralseite, die in den keulenförmigen Sinneszellen *szc* 5 und 6 wurzeln. Ein geringer äußerlicher Unterschied besteht nur darin, daß die Mundtaster bei den Synchäten nochmals gespalten sind.

Die Homologie tritt klar zutage, wenn man die Beschreibung der Zellen *szc* 5 und 6 liest, die bei *Hydatina* den Zellen *c* 2 und 3 und bei den Synchaeten den drei bzw. zwei keulenförmigen Sinneszellen über dem Epipharynxganglion entsprechen. Diesem Ganglion ist der »Zellkomplex der Mundwinkel« bei *Asplanchna* gleichzusetzen, an dem *szc* 5 und 6 liegen, über dessen Bedeutung NACHTWEY im Zweifel bleibt.

Sucht man bei den Synchäten für dieses eingeschaltete Ganglion eine Erklärung, so muß man die Nervenverhältnisse, namentlich die Nervenquerverbindungen des Apicalfeldes, näher untersuchen. Zunächst kann uns aber *S. triophth.* den Weg weisen (Abb. 12). Vom Epipharynxganglion zieht ein Nerv dorsalwärts schräg nach außen zu einem langgestreckten, einkernigen Ganglion (*g* 1), das einerseits mit dem Gehirn, andererseits mit der Sinneszelle des Lateralstylus, an dem ein ähnlich gestaltetes einkerniges Ganglion (*g* 2) liegt, in Verbindung steht. Außerdem geht eine Nervenfaser lateralwärts ab ans Integument. *g* 1 entsendet also vier Nervenfasern. Von *g* 2 sieht man einen Nerven an den M. sphincter apicis laufen. Die Mundtaster stehen also durch ihre keulenförmigen Sinneszellen, das Epipharynxganglion, *g* 1 und *g* 2 in Verbindung mit dem Gehirn, mit den Kopfmuskeln und der Sinneszelle des Lateralstylus, durch die letztere dann wieder mit dem N. princ. ventralis; da ja vom Lateralstylus eine Faser direkt an diesen Nerven abgeht. In dieser Nervenbahn hat das Epipharynxganglion die Aufgabe, die von den Mundtastern empfangenen Reize, die speziell bei der Nahrungsaufnahme entstehen, zu perzipieren. Die Ganglienzelle *g* 1 kann sie dann gleich auf den Hauptventralnerven umschalten. Sie ist also mit der »Riesenganglienzelle *szc* 4« bei *Asplanchna priotonda* zu vergleichen, von der NACHTWEY schreibt: »Nach ihrer ganzen Lage im Nervensystem dürfte ihr vielleicht die Aufgabe zufallen, Reize, welche die Sinnesapparate der Krone treffen, ohne Vermittlung des Cerebralganglions direkt auf die großen Muskeln der Leibeshöhle überzuleiten.« Für *S. triophth.* kann man dann noch hinzusetzen »und den Kopfsphincter«;

denn dieser ist wahrscheinlich imstande, bei Gefahr sofort den geöffneten Mund zu schließen, ohne daß erst die vielen Spezialmuskelchen in Tätigkeit zu treten brauchen.

Vom Epipharynxganglion aus wird bei *S. grimp.* die ventrale Wimperkranzmatrix innerviert (Abb. 37).

Schließlich zieht bei *S. triophth.* oben seitlich vom Gehirn schräg aufwärts nach außen ans Integument des Kopfes ein Nerv, wo je zwei Kerne, wahrscheinlich Ganglienkerne, die 1,8 μ groß sind, am lateralen Ende der dorsalen Wimperkranzmatrix liegen. Ich habe den Nerven nicht benannt, da ich über die Funktion der beiden Kerne nicht unterrichtet bin. Je zwei homologe Kerne befinden sich auch bei *S. balt.* an der entsprechenden Stelle, doch fand ich den Nerv hier nicht.

Außerdem möchte ich auf zwei Anhäufungen von Kernen hinweisen, die bei *S. balt.* und *S. triophth.* innerhalb der ventralen Wimperkranzmatrix ihren Platz haben. Ihre Bedeutung ist mir unbekannt. Die Zahl der Kerne beträgt bei beiden Synchäten beiderseits je sieben.

f) Übrige Gehirnnerven.

α) Nervus pharyngeus (*np*).

Der Nerv ist natürlich nur auf Schnittpräparaten zu sehen (Abb. 37, 39, 62, *np*). Er entspringt auf der Ventralseite des Gehirns auf der Höhe des N. epipharyngeus und liegt diesem dann dicht an, bis beide den Mastax erreichen. Seinen weiteren Verlauf kann man nicht verfolgen. Wahrscheinlich läuft er am M. protr. manubrii herab, um zum Mastaxganglion zu gelangen. Er ist dem gleichnamigen Nerven bei *Hydatina senta* und *Asplanchna priodonta* homolog.

β) Nervus musculi retractor dorsalis (*nmrd*).

Der Nerv entspringt an den Seiten des Gehirns (Abb. 1, 10, 61, 68, 69). Er zieht schräg nach außen dorsalwärts an den M. retr. dorsalis, den er bei *S. grimp.* gleich unter der Wimperkranzmatrix, bei *S. balt.* und *S. triophth.* in der Höhe des zweiten Teilmuskels des Sphincter coronae erreicht und an dem er breit ansetzt. Wahrscheinlich läuft er an ihm herab und innerviert gleichzeitig den M. retr. pedis bei *S. grimp.*

Der Nerv entspricht wahrscheinlich zum Teil dem »N. princ. dorsalis« bei *Asplanchna*, von dem allerdings vor allem die den Ringmuskeln homologen Transversalmuskeln innerviert werden.

γ) Nervus musculi retractor tentaculi dorsalis (*nmrt*).

Dieser Nerv ist bei *S. balt.* 1,8 μ dick (Abb. 61, 69). Er spaltet sich vorn und innerviert wahrscheinlich beide Dorsaltasterretractoren. Bei *S. grimp.* setzt er am M. retr. tent. dors. externus unter dessen Spaltung an. Der innere Retractor wird wahrscheinlich weiter oben innerviert (Abb. 68).

δ) Nervus musculi retractor centralis (*nmrc*).

Der Nerv ist nur sehr kurz. Er entspringt unten auf der Ventralseite des Gehirns und zieht divergierend an den M. retr. centralis (Abb. 34, 39, 60, 68, 69). Bei *S. balt.* liegen an der Innervationsstelle je fünf Ganglienkerne. Von hier aus geht auch der M. subcerebralis an den Dorsaltaster. Außerdem enden hier Dorsal- und Lateralstyli, die mit dem Muskel sogar in Verbindung zu stehen scheinen. Bei *Asplanchna* und *Hydatina* wird der homologe, gleichnamige Muskel ebenfalls direkt unter dem Gehirn innerviert. Der Nerv ist nicht besonders benannt.

ε) Nervus musculi retractor frontis (*nmrf*).

Diesen Nerven habe ich nur bei *S. grimp.* festgestellt (Abb. 40). Er geht von der Oberseite des Gehirns aus und setzt breit am Muskel an.

C. Zusammenfassung der morphologischen Befunde.

Das Integument besteht aus einer dünnen Cuticula und einer dünnen syncytialen Hypodermis. Die Kerne sind ungefähr in acht Längsreihen angeordnet, die genauere Lage und Zahl der Kerne sowie ihre Größe ist von Art zu Art verschieden.

Die Matrixwülste unter dem Räderorgan sind entsprechend der Wimperverteilung in jederseits einen dorsalen, lateralen und ventralen Wulst gegliedert, bei *S. tav.* zerfällt jeder Wulst noch in drei beutelförmige »Zellen«. Dorsale und laterale Wülste stehen durch Plasmastränge, die etwas die Leibeshöhle durchziehen, in Verbindung (ausschließlich *S. tav.*).

Die Klebdrüsen sind bei *S. grimp.*, *S. tav.* und *S. balt.* paarig, *S. triophth.* besitzt nur die rechte Klebdrüse. Der Ausführgang jeder Drüse enthält drei nebeneinanderliegende Reservoire.

Die Befestigung der Klebdrüsen ist von Art zu Art verschieden.

Vom Retrocerebralorgan ist nur der meist mit rotem Pigment gefüllte Retrocerebralsack vorhanden. Die Ausführgänge fehlen bei *S. tav.*

Der schildförmige Mund wird von einem Kranz starrer Borsten überdacht. Er öffnet und schließt sich beim Auf- und Zuklappen der Rami, da diese durch Spangen mit den Mundklappen, die ventral den Abschluß der Mundöffnung bilden, verbunden sind. *S. triophth.* weist eine reiche Spezialmuskulatur ventral vom Mund auf.

Der Pharynx ist virgat. Die Hartteile (Trophi) sind bedeutend komplizierter als die bisherigen Beschreibungen (ausschließlich *S. atlantica*) vermuten ließen. Die Unci sind von den Manubria gelöst, die Manubria beteiligen sich mit zwei Lamellen an der Begrenzung der Lumenwandung. Der Piston ist breit, zwerchfellartig gewölbt.

Der als Kolbenstange wirkende Hypopharynx-(oder Piston-)muskel ist bei *S. grimp.* einfach V-förmig. Bei den drei anderen Synchäten weist er vor seinem Ansatz am Piston eine Aufrollung auf. Er zieht den Piston (Kolben), der den Mastax in einen oberen (intrapharyngealer Oesophagus) und einen unteren Abschnitt teilt, herunter und erweitert dadurch das Lumen des intrapharyngealen Oesophagus. Gleichzeitig öffnet der auch am Fulcrum inserierende M. abductor rami die Rami mit den Unci und den Mundklappen, und der Oesophagussphincter schließt den Eingang zum Oesophagus. Kleinere Muskeln, z. B. der nur bei *S. balt.*, *S. tav.* und *S. triophth.* vorhandene M. abd. lamellae rami, unterstützen das Aufklappen der Rami.

Antagonisten der oben genannten Muskeln sind vor allen Dingen der M. protr. manubrii und der M. dilatator oesophagi. Hypopharynxmuskel und Piston werden durch die in der unteren Hälfte der Mastaxwandung ausgebildeten Muskelfibrillen in ihre Ruhelage zurückgebracht.

Die durch den Piston gebildete untere Hälfte des Mastax wird durch die Mastaxmembran, an der das Mastaxganglion hängt, in ein Cavum anterius mastacis und ein Cavum posterius mastacis geteilt.

Dem Mastax liegen außen jederseits Speichel- und Speichelvordrüsen an (keine Secretion mehr vorhanden?). Eine Pistondrüse ist vielleicht secretorisch tätig.

Der Oesophagus stellt ein einheitliches, wimperloses, syncytiales Rohr dar, das oben durch den Oesophagussphincter, unten durch den Magensphincter abgeschlossen werden kann. In seiner Wandung — entgegen der Auffassung LEHMENSICKS bei *S. pectinata* — liegen bei *S. balt.* und *S. triophth.* zwölf Längs- und zwei Ringfibrillen — bei *S. tav.* eine Ringfibrille. Möglicherweise können sich letztere außerhalb befinden. *S. grimp.* hat ein Fibrillennetz ausgebildet.

Der Magen ist innen bewimpert und wird aus 30 Haupt- und zwei Belegzellen gebildet. Ein Fibrillennetz liegt ihm außen an.

Der Magensphincter befindet sich bei *S. grimp.* in einem zweikernigen, ringförmig geschlossenen Syncytium. Bei *S. balt.*, *S. tav.* und *S. triophth.* hat sich dieses in zwei Zellen geteilt und der zugehörige Muskel von ihm entfernt.

Die dem Magen aufsitzenden Drüsen scheiden sich in die fünfkernigen syncytialen Magendrüsen und die zweikernigen syncytialen Magenvordrüsen. Kernasymmetrien sind bei letzteren häufig. Sie liegen bei *S. grimp.* in der Mitte dorsal vor den Magendrüsen, bei *S. balt.* darüber und bei *S. tav.* und *S. triophth.* oben dorsal davor.

Das Intestinum stellt bei *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. tav.* ein unbewimpertes, bei *S. triophth.* ein bewimpertes syncytiales Rohr dar, das durch den M. retr. intestini zurückgezogen werden kann. Es mündet auf der Dorsalseite des Tieres: bei *S. grimp.* auf halbem Wege zwischen dem zweikernigen Syncytium unbekannter Funktion und der Fußwurzel, bei *S. balt.* und *S. tav.* unter dem Fußsphincter und bei *S. triophth.* eben darüber.

Protonephridien. Der Capillarteil durchzieht nur einen Teil des Körpers; er trägt vier (*S. grimp.*) oder drei (andere Arten) cylindrische Wimperkölbchen. Manche der Kolben sind in verschiedener Weise an anderen Organen befestigt. Der Drüsenteil ist am Magen befestigt, er endigt vorn nicht mit einem blindgeschlossenen Sack, sondern bildet hier nur eine zurücklaufende Schleife. Bei *S. grimp.* mündet er ohne weiteres in die Harnblase. Bei den anderen Synchäten beschreibt er vorher noch einige Windungen in deren Wand.

Die Harnblase ist ein zweikerniges Syncytium, dem außen eine reichverzweigte vierkernige Muskulatur aufliegt. Sie befindet sich bei *S. grimp.* in der Mitte des Intestinums, bei den drei anderen Synchäten gleich unter dem Magen.

Der syncytiale Dotterstock enthält acht (selten sieben oder neun) untereinander nicht gleich große Kerne. Die Ernährung des Eies erfolgt durch einen langen Nährkanal.

Rechts oben vom Dotterstock — bei *S. grimp.* wegen der Querstellung des Dotterstockes rechts unten — befindet sich das 32kernige (ausschließlich *S. triophth.*?) syncytiale Ovar. Außerdem findet man bei *S. grimp.* noch vier, bei *S. balt.* und *S. tav.* je zwei etwas größere konstante Kerne. Der syncytiale, sehr erweiterungsfähige Oviduct mündet vor dem Harnblasengang ins Intestinum ein.

Die Leibeshöhle ist sehr geräumig. In der wasserklaren Blutflüssigkeit schwimmen Amöbocyten, in denen bei *S. balt.* und *S. grimp.*

die violetten Excretkörner liegen. Amöboide Bewegungen sind nicht beobachtet worden.

Die Muskulatur weist viele Homologien mit *Hydatina senta* und zum Teil auch mit *Asplanchna priodonta* auf, wie es bei jedem Muskel schon hervorgehoben worden ist.

Der Sphincter coronae setzt sich bei *S. balt.* und *S. tav.* aus drei häufig miteinander verbundenen kräftigen Teilmuskeln zusammen. Bei *S. grimp.* und *S. triophth.* besteht er aus vier dünnen Teilmuskeln, die ziemlich weit voneinander entfernt sind. Bei *S. grimp.* liegen der vierte und bei *S. triophth.* der dritte und vierte Teilmuskel nur auf der Ventralseite.

Der Sphincter coronae ist quergestreift und stellt wie der Fußsphincter und die Ringmuskeln einen kernlosen, von der Hypodermis gebildeten Muskel dar. Gleich dem Fußsphincter und den Ringmuskeln liegt er ihr innen dicht an. Nur an einer Stelle geht der M. retr. lat. inferior zwischen der Hypodermis und dem ersten Teilmuskel hindurch. Der Fußsphincter ist nur bei *S. balt.*, *S. tav.* und *S. triophth.* vorhanden. Er ist quergestreift. Die Zahl der Ringmuskeln beträgt sieben. Sie sind, außer bei *S. balt.*, glatt und erstrecken sich nur auf der Dorsal-, zum Teil noch auf der Lateralseite. Bei *S. balt.* sind sie auch dorsal unterbrochen. Der M. retr. lat. superior schiebt sich bei seiner unteren Insertion zwischen die Hypodermis und den betreffenden Ringmuskel.

Durch die Leibeshöhle spannen sich in longitudinaler Richtung sechs Paar großer Retractoren aus, die als Rückzieher des Kopfes und Fußes fungieren. Davon entfallen auf die Dorsalseite zwei, auf die Lateralseite drei und auf die Ventralseite ein Paar. Bei *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. tav.* kommt ein besonderer dorsaler Fußretractor hinzu. Sämtliche Retractoren sind quergestreift.

Der M. retr. centralis weist bei allen vier Synchäten die größte Gleichmäßigkeit auf. Er spannt sich zwischen Kopfintegument und Körpermitte aus. Dabei durchbohrt er das Gehirn oben seitlich ventral und dient ihm als Aufhängung. Unterstutzt wird er in dieser Aufgabe durch den M. subcerebralis, namentlich bei *S. triophth.*

Der M. retr. dorsalis läuft bei *S. grimp.* und *S. triophth.* von der dorsalen Wimperkranzmatrix nach dem unteren Körperteil. Bei den beiden anderen Synchäten findet er schon über dem zweiten Ringmuskel seine Fortsetzung in dem Hauptast des M. protr. tent. dorsalis.

Der M. retr. ventralis spannt sich bei *S. grimp.* und *S. balt.* zwischen der ventralen Wimperkranzmatrix und dem Fuß aus. Bei *S. tav.* setzt er sich fort in den M. retr. lat. inferior und bei *S. triophth.* in den M. retr. lat. medius.

Der M. retr. lat. superior ist bei *S. grimp.*, *S. tav.* und *S. triophth.* als einfacher, bei *S. balt.* als doppelter Muskel zwischen Aurikelmatrix und Körpermitte auf der Laterallinie ausgespannt.

Der M. retr. lat. medius zieht ebenfalls von den Wimperohren aus, aber dann schräg ventralwärts nach unten und reicht bei *S. grimp.* und *S. tav.* bis zur Körpermitte, bei *S. balt.* bis in den unteren Rumpf und bei *S. triophth.* bis in den Fuß. Dafür ist bei der letzten Art der M. retr. lat. inferior nicht besonders entwickelt. Er inseriert an der ventralen Wimperkranzmatrix und geht bei *S. balt.* bis zur Körpermitte, bei *S. grimp.* bis in den unteren Rumpf und bei *S. tav.* bis in den Fuß.

Als Vor- und Rückzieher des Dorsaltasters fungieren zwei Paar Dorsaltasterretractoren und ein Paar -protractoren. Der M. retr. tent. dors. externus inseriert an der dorsalen Wimperkranzmatrix, der »internus« am Integument des Kopfes. Bei *S. triophth.* sind beide eine Strecke weit verschmolzen.

Ein M. lateroventr. anterior ist bei allen Synchäten vorhanden. Über einen »posterior« verfügen nur die weitbauchigen *S. balt.* und *S. tav.* Bei der letzteren ist er kein selbständiger Muskel mehr, sondern teilweise mit dem M. retr. lat. inferior verschmolzen.

Die Kopfmuskeln sind ebenfalls sämtlich quergestreift und selbständige Bildungen. Bei *S. tav.* gibt der M. retr. lat. medius eine Faser an den M. retr. auriculi ab. Die Aurikelretractoren wirken als Einzieher der Wimperohren. Ein Kopfringmuskel ist nur bei *S. triophth.* ausgebildet.

Nervensystem. Alle Synchäten besitzen drei unpaare Ganglien, das Cerebral-, Mastax- und Caudalganglion, und außerdem ein auf dem Mastax liegendes paariges Epipharynxganglion, das dem »Zellkomplex der Mundwinkel« bei *Asplanchna priodonta* gleichzusetzen ist, und daß die Mundtaster innerviert.

Das Cerebralganglion hat seinen Platz dorsal vom Mastax, das Mastaxganglion im Mastax und das Caudalganglion an den Klebdrüsen des Fußes: bei *S. grimp.* in der Mitte ventral von ihnen, bei *S. balt.* und *S. tav.* oben ventral und bei *S. triophth.* links davon. Es sind mindestens zehn Paar Gehirnnerven vorhanden. Für sechs Paar von ihnen (bzw. sieben bei *S. triophth.*: besonderer N. sens. lat. coronae) war eine Homologisierung mit den Gehirnnerven von *Asplanchna priodonta* und *Hydatina senta* möglich.

Bei *Asplanchna priodonta* ziehen durch die Leibeshöhle drei Paar großer freier Längsnerven nach unten. Sie entsprechen bei den Synchäten dem N. sens. dorsalis, dem N. musc. retr. dorsalis und dem N. princ. ventralis. Der N. musc. retr. dorsalis läuft allerdings nur vom

Gehirn nach außen dorsalwärts an den Dorsalretractor. Der letztere Nerv benutzt die schräg ventralwärts verlaufenden Lateralretractoren als Stütze. Außerdem ist ein weiterer größerer Unterschied vorhanden: die Ringmuskeln werden nicht vom Dorsalnerven, sondern vom N. princ. ventralis innerviert. Hierin besteht Übereinstimmung mit *Hydatina senta* und *Testudinella*. Die Innervierung der Ringmuskeln erfolgt so, daß sie bei *S. grimp.* und *S. balt.* vom vierten, bei *S. tav.* und *S. triophth.* vom dritten Ringmuskel ab nach unten gemeinsam innerviert werden, indem sich ihnen jederseits ein oder zwei Ganglienkerne anlegen. Die oberen Ringmuskeln werden besonders versorgt.

Der N. princ. ventralis innerviert außerdem Lateralstylus, Sphincter coronae, Lateral- und Ventralretractoren, Lateraltaster, Caudalganglion und die »Eingeweide«. Er enthält also sowohl sensorische als auch motorische Nervenfasern.

An Sinnesorganen sind sieben paarige und zwei unpaare vorhanden:

1. Cerebralaugen, unten im Gehirn, bestehen aus zwei nebeneinander liegenden einzelligen Ocellen, in denen Kern und Pigment liegen.

2. Dorsalstyli, dorsolateral vor der Wimperkranzmatrix — bei *S. grimp.* sind sie weiter auf das Apicalfeld vorgerückt (dorsale »Soies sensorielles« bei *Hydatina*, »Nackentaster« bei *Asplanchna*).

3. Lateralstyli, oberhalb der Wimperohren auf Vorsprüngen.

4. Wimpergrübchen, in der Nähe der Lateralstyli.

(3. und 4. = »Großes Seitensinnesorgan der Krone« bei *Hydatina*, »supralaterales Sinneszäpfchen bei *Asplanchna*).

5. Mundtaster, zwei Paare, aus dem Circumapicalband herausgerückt, stehen seitlich vom Mund (ventrale »Soies sensorielles« bei *Hydatina*, 2. »ventrolaterale Membranellen« bei *Asplanchna*).

6. Stirntaster, inmitten des Apicalfeldes, bei *S. balt.* und *S. tav.* nebeneinander auf einer Kuppe — bei *S. grimp.* und *S. triophth.* getrennt voneinander auf kleinen Erhebungen und durch das Ligamentum intertentaculare frontis verbunden.

7. Lateraltaster — bei *S. grimp.* und *S. triophth.* lateral am unteren Ende des Rumpfes. Der rechte Taster ist bei *S. triophth.* rückgebildet, besitzt keine Tasthärchen mehr und ist weiter nach oben gerückt. Bei *S. balt.* und *S. tav.* liegen die Taster ventrolateral unter der Körpermitte, auf der Höhe des sechsten Ringmuskels.

8. Dorsaltaster, unpaar, unter dem Sphincter coronae.

9. Sinnesgrübchen, unpaar, wimperlos, auf der Ventralseite des Fußes oberhalb der Zehen.

Ein Vergleich ergibt die merkwürdige Tatsache, daß *Synchaeta*

sich in vielen Organen eng an *Hydatina* anschließt, viel enger als an die Notommatiden, von denen sie meist abgeleitet wird. Im virgaten Pharynx stimmt *Synchaeta* mit den Notommatiden überein, zeigt jedoch eine besondere Spezialisation des virgaten Typs.

D. Vergleich der Kernzahlen.

Zellkonstanz ist bisher beim Nervensystem von *Eosphora digitata*, bei *Hydatina senta* (959) und bei *Asplanchna priodonta* (etwa 900) festgestellt worden. Für die Synchäten kann ich sie ebenfalls für die untersuchten Organe bestätigen. Ausnahmen kommen nur selten vor: bei *S. tav.* im Dotterstock statt acht selten sieben oder neun Kerne, bei *S. balt.* gelegentlich im Plasma des Hypopharynxmuskels einseitig zwei statt einem Kern, in den Magenvordrüsen fehlt besonders bei *S. grimp.* und *S. balt.* nicht selten auf einer Seite, selten beidseitig, ein Kern.

Eine nun folgende Übersicht der Kernzahlen in einigen Organen für alle vier Synchäten zeigt, daß die Zahlen für viele Organe dieselben sind, für manche aber auffallende Unterschiede zeigen.

Zählt man die Kerne zusammen, so ergeben sich für *S. grimp.* und *S. balt.*, bei denen die Hypodermiskerne des Kopfes nicht mitgezählt sind, überraschenderweise die Zahlen 537 und 535. Die großen Unterschiede der Kernzahlen für Gehirn und Mastax heben sich gegenseitig auf. Die Summe bei *S. tav.* und *S. triophth.* beträgt 509 und 516.

	S. grimp.	*S. balt.*	*S. tav.*	*S. triophth.*
dorsale Hypodermis	34	46	34	31
ventrale Hypodermis	26	30	26	26
Hypod. ohne Apicalfeld . . .	60	76	60	57
Hypod. des Apicalfeldes . . .	?	?	?	25
gesamte Hypodermis	?	?	?	82
dorsale Wimperkranzmatrix .	10	10	10	10
laterale Wimperkranzmatrix .	6	6	6	12
ventrale Wimperkranzmatrix .	6	6	10	8
Wimperkranzmatrix	22	22	26	30
Klebdrüsen	12	10	10	6
Retrocerebralorgan	3	3	?	?
Trophi	4	4	4	8
Pistondrüse	1	1	1	1
Speicheldrüsen	4	4	4	4
Speichelvordrüsen	2	2	2	2
ganzer Mastax ohne Ganglion	etwa 27	etwa 65, 66	?	?

	S. grimp.	*S. balt.*	*S. tav.*	*S. triophth.*
Ösophagus	8	8	?	8
Magenhauptzellen	30	30	30	30
Magenbelegzellen	2	2	2	2
Matrix des Magensphincters .	2	2	2	2
Magendrüsen	10	10	10	10
Magenvordrüsen	4 (3)	4 (3)	4 (3)	4 (3)
Magen und seine Drüsen . .	48 (47)	48 (47)	48 (47)	48 (47)
Intestinum	16	4	?	7
Syncytium dorsal vom Intest.	2	nicht vorhanden		
Harnblase, Wandung	2	2	2	2
Harnblase, Muscularis	4	4	4	4
Dotterstock	8	8	8 (7, 9)	8
Keimstock	32 + 4	32 + 2	32 + 2	?
Gehirn	etwa 217	etwa 187	etwa 249	etwa 223
Mastaxganglion	34	32	36	38
Caudalganglion	16	14	21—22	19, 21
Epipharynxganglion	22	18	?	20

Die weiteren Angaben sind sehr lückenhaft, sie seien aber auch noch zusammengestellt.

	S. grimp.	*S. balt.*	*S. tav.*	*S. triophth.*
Mundklappen				2
Syncytium ventral v. d. Mundkl.	—	—	—	3
Ganglienkerne an d. Speicheldr.		6		10
Ganglienkerne seitl. v. Magen . .				28
Ganglienkerne unter d. Magen .		9		13
Ganglienkerne am Intestinum. .		10		
Ganglienkerne am Dotterstock .				16—20
Blasenganglion				8
Stirntaster	4	2		2
Dorsaltaster	4	4	4	4
Lateraltaster	2		4	2 (links)
Sinneszellen d. Mundtaster . . .	6	6		4 (6)
N. princ. ventr. ohne Ganglienkerne an den Ringmuskeln. .				46
Ganglienkerne a. d. Ringmusk. . .	10	8	18	10
N. musculi retractor dorsalis . .		10		8
N. sensualis lateralis coronae . .	—	—	—	6
Anhäuf. v. Ganglienkernen an. d. ventralen Wimperkranzmatrix		14		14
Ganglienkerne seitl. d. dorsalen Wimperkranzmatrix		4		4
Ganglienkerne zwischen Epipharynxganglion u. Gehirn . .				16

Für *S. triophth.*, für die die Angaben noch am vollständigsten sind, ergibt sich jetzt etwa eine Gesamtsumme von 708 Kernen. Es fehlen dabei die Kerne des Mastax, des Keimstockes (wahrscheinlich 32), der Protonephridien, der Muskeln, der Amöbocyten und der Sinneszellen der Dorsalstyli und Lateralstyli (wahrscheinlich vier). Man kann daher die Gesamtzahl aller Kerne bei *S. triophth.* auf etwa 850 festsetzen. Aus dem vorher angeführten Beispiel ist anzunehmen, daß sich die Kernzahl der drei anderen Synchäten nicht weit von dieser Zahl entfernt.

E. Schlußbetrachtung.

Vergleicht man die vier Synchäten untereinander, so hat namentlich *S. balt.* mit *S. tav.* viel Ähnliches. *S. grimp.* ist die primitivste Form (keine Aufrollung des Hypopharynxmuskels, Magensphincter noch in seiner Matrix!), *S. triophth.* die abgeleitetste (Rückbildung einer Klebdrüse und eines Lateraltasters, Vereinfachung der dorsalen Retractoren, Ausbildung einer Spezialmuskulatur ventral vom Mund!).

Daß phylogenetisch die konstantzelligen Rädertiere keine Sackgassentiere sind, ergibt sich aus dieser Untersuchung aufs Klarste. Damit wird Martinis Anschauung bestätigt.

Trotz Zellkonstanz, die sich für viele Organe über alle vier Synchäten und sogar auf andere Gattungen erstreckt, und die wahrscheinlich so weit geht, daß die Gesamtkernzahl aller vier Synchäten dieselbe ist, haben wir doch eine Fülle von Verschiedenheiten zwischen den Arten.

Gleiche Kernzahl und gleiche Form und Lage, also keine Artunterschiede, haben wir:

1. bei der Wimperkranzmatrix von *S. grimp.* und *S. balt.* (einheitliche Syncytien, die dorsal untereinander und mit denen der Lateralseite durch Plasmabrücken verbunden sind). Beschränken wir uns auf die dorsale Matrix, so schließt sich *S. triophth.* den vorgenannten an.
2. bei Piston-, Speichel- und Speichelvordrüsen bei allen vier Synchäten.
3. beim Oesophagus von *S. balt.* und *S. triophth.* (zwölf Längs-, zwei Ringfibrillen).
4. beim Magen mit seinen Belegzellen und den Magendrüsen bei allen vier Synchäten.
5. bei den Magenvordrüsen von *S. tav.* und *S. triophth.* (oben dorsal vor den Magendrüsen).
6. beim Hypopharynxmuskel
7. beim Magensphincter
8. bei der Harnblase
9. beim Genitalapparat

(6.–9.) außer bei *S. grimp.*

Artunterschiede trotz gleicher Kernzahl finden wir bei der Ausbildung

1. der Hypodermis von *S. grimp.* und *S. tav.* — beschränken wir uns auf die Kernzahl der Ventralseite, so schließt sich *S. triophth.* den vorgenannten an (Habitus!).

2. der lateralen (und dorsalen) Wimperkranzmatrix einerseits von *S. grimp.*, *S. balt.* (und *S. triophth.*) (einheitliche, langgestreckte Syncytien), andererseits von *S. tav.* (beutelförmige »Zellen« und Syncytien).

3. der Klebdrüsen von *S. balt.* (minimale Ausbildung im Gegensatz zum großen Körper, Aufhängung am fünften Ringmuskel) und *S. tav.* (normale Ausbildung, Aufhängung am Intestinum).

4. des Hypopharynxmuskels einerseits von *S. grimp.* (keine Aufrollung), andererseits von *S. balt.*, *S. tav.* und *S. triophth.* (Aufrollung).

5. des M. abductor rami einerseits von *S. grimp.*, andererseits der drei anderen Synchäten (Histologie!).

6. der Trophi von *S. grimp.*, *S. balt.* und *S. tav.* (Form!).

7. des Oesophagus einerseits von *S. grimp* (Fibrillennetz), andererseits der drei anderen Synchäten (Längs- und Ringfibrillen).

8. des Magensphincters einerseits von *S. grimp.* (im zweikernigen Syncytium), andererseits der drei anderen Synchäten (außerhalb vom Syncytium, das sich außerdem in zwei einkernige Zellen geteilt hat).

9. der Magenvordrüsen in ihrer Lage zu den Magendrüsen bei *S. grimp.* (in der Mitte dorsal davor), bei *S. balt.* (darüber) und bei *S. tav.* und *S. triophth.* (oben dorsal davor).

10. der Harnblase einerseits von *S. grimp.* (Lage am mittleren Intestinum, Drüsenkanal mündet unmittelbar hinein), andererseits der drei anderen Synchäten (Lage direkt unter dem Magen, Drüsenkanal macht Windungen in der Blasenwandung).

11. des Dotterstockes einerseits von *S. grimp.* (schräg quergestellt), andererseits der drei anderen Synchäten.

12. der Muskulatur, namentlich der Ringmuskulatur in Lage, Zahl, Form und Histologie in mannigfachster Weise.

13. der Stirntaster von *S. balt.* (nebeneinander) und *S. triophth.* (voneinander entfernt, durch ein Ligament verbunden).

Artunterschiede in der Kernzahl der Organe sind häufig (vgl. die Tabelle S. 112, 113).

Insgesamt ergeben sich zwischen jeder Art eine große Fülle von Unterschieden in allen Organen, auch in der Biologie z. B. der Bewegung.

So läßt sich die Frage nach den Artunterschieden bei konstantzelligen Tieren dahin beantworten, daß die bei allen erwachsenen Individuen einer Tierart vorhandene Zellkonstanz, d. h. ein nach Form, Lage und Zahl konstantes Auftreten bestimmter Zellelemente (MARTINI 1909), sich für manche Organe, namentlich für die des Darmtractus, über nahe verwandte Arten erstreckt, daß sie aber ebenso oft durchbrochen wird. Artunterschiede bei konstantzelligen Tieren besitzen also den gleichen Charakter und die gleiche Vielgestaltigkeit wie bei nichtkonstantzelligen. Konstantzellige Tiere besitzen demnach die Möglichkeit zu phylogenetischer Weiterentwicklung, und wir sind nicht berechtigt, sie als »Sackgassentiere« zu bezeichnen.

Erklärung der Abkürzungen.

ab, Aufhängeband im Cavum anterius mastacis;
ablr, M. abductor lamellae rami;
abr, M. abductor rami;
abrm, M. abductor rami minor;
ahb, Aufhängeband der Wimperkölbchen;
am, Aufhängemembran im Cavum anterius mastacis;
ar, M. adductor rami;
bz, Belegzelle des Magens;
cam, Cavum anterius mastacis;
cf, contractile Fibrillen in der Oesophagus- und Mastaxwandung;
cg, Wimperkranzmatrix;
cm, M. cutaneo-mastacius;
cn, Kerne der Wimperkranzmatrix;
cpm, Cavum posterius mastacis;
cu, doppelte Cuticula des intrapharyngealen Oesophagus;
d, Dotterstock;
dk, Drüsenkanal der Protonephridien;
dp, plasmatische Anschwellung des Drüsenteils der Protonephridien;
doe, M. dilatator oesophagi;
dov, M. dilatator oris ventralis;
dt, Dorsaltaster;
ds, Dorsalstylus;
fi, contractile Fibrillen am Magen;
fk, Flimmerkanal der Protonephridien;
fl, Fulcrumlamelle;
fm, M. fulcro-matricis;
fs, Fulcrumstab;
gc, Gehirn, Ganglion cerebrale;
gcd, Caudalganglion, Ganglion caudale;
ge, Epipharynxganglion, Ganglion epipharyngeum;
gm, Mastaxganglion;
gv, Blasenganglion, Ganglion vesicale;
hn, Hypodermiskerne des Apicalfeldes;
1 2 . . ., Hypodermiskerne des ubrigen Körpers;
i, Integument;
in, Intestinum;
k, Klebdrüsen des Fußes;
li, Ligamentum intertentaculare frontis;
ls, Lateralstylus;
lt, Lateraltaster;
lva, M. lateroventralis anterior;
lvp, M. lateroventralis posterior;
m, Manubrium;
mb, Mundborsten;
mg, Magen;
mgd, Magendrüse;
mgvd, Magenvordrüse;
mgz, Hauptzelle des Magens;
mk, Membrankörper;
mkl, Mundklappen;
mld, Manubriumlamelle dorsal;

mll, Manubriumlamelle lateral;
mm, Mastaxmembran;
mp, Hypopharynx- oder Pistonmuskel;
msa, M. sphincter apicis, Kopfringmuskel;
msc 1—7, M. sphincteres corporis 1—7, Körperringmuskeln;
mscv, M. sphincter corporis ventralis;
msv, Syncytium ventral von den Mundklappen;
mt, Mundtaster;
mw, Mastaxwandung;
ndp, N. dorsalis pedis;
ne, N. epipharyngeus;
nf 1—4, Nervenfasern, die vom Ramus lateralis ausgehen;
nk, Nährkanal zwischen Dotterstock und Ei;
nlp, N. lateralis pedis;
np, N. pharyngeus;
npv, N. principalis ventralis;
nmrc, N. musculi retractor centralis;
nmrd, N. musculi retractor dorsalis;
nmrf, N. musculi retractor frontis;
nmrt, N. musculi retractor tentaculi dorsalis;
nsd, N. sensualis dorsalis;
nsdc, N. sensualis dorsalis coronae;
nsf, N. sensualis frontis;
nslc, N. sensualis lateralis coronae;
nsvp, N. sensualis ventralis pedis;
nve, N. vesicalis;
oc, Ocelle;
od, Oviduct;
oes, Oesophagus;
oesi, intrapharyngealer Oesophagus;
os, Mund;
ov, Ovar;
p, Piston, Querscheidewand im Mastax
pd, Pistondrüse;
pf, M. protractor fulcri;
pk, Pistonkerne;
pm, äußere dünne Membran des Piston;
pma, M. protractor manubrii;
ptd, M. protactor tentaculi dorsalis;
pv, Processus ventralis rami;
r, Ramus;
ra, M. retractor auriculi;
rb, Ramusborsten;
rc, M. retractor centralis;
rd, M. retractor dorsalis;
rdm, M. retractor dorsalis minor;
rdv, Ramus dorsalis des N. principalis ventralis;
re, zum Retrocerebralorgan gehörend;
rf, N. retractor frontis;
rin, M. retractor intestini;
rlam, Ramuslamelle;
rli, M. retractor lateralis inferior;
rlm, M. retractor lateralis medius;
rls, M. retractor lateralis superior;
rlv, Ramus lateralis des N. principalis ventralis;
rp, M. retractor pedis;
rs, Ramusspangen;
rslv, Ramus sensualis lateralis des N. principalis ventralis;
rtde, M. retractor tentaculi dorsalis externus;
rtdi, M. retractor tentaculi dorsalis internus;
rv, M. retractor ventralis;
rvv, Ramus ventralis des N. principalis ventralis;
zr, Ramuszahn;
sc I—III, IV, Sphincter coronae, der sich aus drei bzw. vier Teilmuskeln zusammensetzt;
sg, Sinnesgrubchen auf der Ventralseite des Fußes;
sgc, M. subcerebralis;
sin, Syncytium unbekannter Funktion dorsal vom Intestinum bei *S. grimp.*
smg, Magensphincter;
soes, Oesophagussphincter;
sp, Speicheldruse;
spe, Fußsphincter;
spv, Speichelvordrüse;
ssmg, Syncytium (*S. grimp.*) oder Zellen (die drei anderen Synchäten) des Magensphincters;

st, Stirntaster;
trc, M. transversalis coronae;
u, Uncus;
us, Uncusspange;
v, Harnblase;
wg, Wimpergrübchen beim Lateralstylus;
wk, Wimperkölbchen der Protonephridien.

Literaturverzeichnis.

de Beauchamp, P., 1905: Sur l'organe rétro-cérébral de certains Rotifères. C. A. Acad. Sc., Paris. 141.

— 1906: Nouvelles Observations sur l'appareil rétro-cérébrale des Rotifères. Ebenda. 143.

— 1907: Morphologie et Variations de l'appareil rotateur dans la série des Rotifères. Arch. de Zool. exp. et gén. (4) 6.

— 1909: Recherches sur les Rotifères: les formations tégumentaires et l'appareil digestif. Ebenda. (4) 10.

— 1910: Autoreferat des vorigen Aufsatzes. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol., Leipzig. 3.

Brauer, A., 1912: Die Süßwasserfauna Deutschlands; Heft 14: Rotatoria und Gastrotricha.

v. Cleave, H. J., 1922: A Determination of the Degree of Constancy in the Nuclei of Certain Organs in Hydatina senta. Biol. Bull. 42, Nr. 2.

Daday, E. v., 1896: Morphologisch-physiologische Beiträge zur Kenntnis der Hexarthra polyptera. Schm. Termésectrajzi. Fuzetek . 10.

Gast, R., 1900: Beiträge zur Kenntnis von Apsilus vorax (Leydig). Zeitschr. f. wiss. Zool. 67.

Hirschfelder, G., 1910: Beitrage zur Histologie der Radertiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 96.

Hlava, St., 1906: Beitrage zur Kenntnis der Raderteire. I. Über die Anatomie von Conochiloides natans (Seligo). Zeitschr. f. wiss. Zool. 80.

Lange, A., 1913: Unsere gegenwartige Kenntnis von den Fortpflanzungsverhältnissen der Rädertiere. Int. Rev. Hydrob. und Hydrogr. 6.

Lauterborn, R., 1894: Die pelagischen Protozoen und Rotatorien Helgolands. Wiss. Meeresunters. (N. F.). 1, 1.

— 1905: Nordische Plankton-Rotatorien. Nordisches Plankton. 3.

Lehmensick, R., 1926: Zur Biologie, Anatomie und Eireifung der Radertiere. Untersuchungen an Asplanchna priodonta, Euchlanis triquetra, Synchaeta pectinata und Polyarthra platyptera. Zeitschr. f. wiss. Zool. 128.

Lenssen, 1898: Contribution a l'étude de développement et de la maturation des œufs chez l'Hydatina senta. La cellule. 14.

Martini, E., 1909: Studien über die Konstanz histologischer Elemente. I. Oekopleura longicauda. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42.

— 1909: Ibid. II. Fritillaria pellucida. Ebenda. 44.

— 1912: Ibid. III. Hydatina senta. Ebenda. 102.

— 1923: Die Zellkonstanz und ihre Beziehungen zu anderen zoologischen Vorwürfen. Z. ges. Anat. 1, 70.

MASIUS, J., 1890: Contribution à l'étude des Rotateurs. Arch. de Biol. 10.

NACHTWEY, R., 1923: Über die Organogenese von Asplanchna priodonta. Verh. d. »D. Zool. Gesellsch.«.

— 1925: Untersuchungen über die Keimbahn, Organogenese und Anatomie von Asplanchna priodonta GOSSE. Zeitschr. f. wiss. Zool. 126.

PETERS, F., 1930: Eine einfache Methode zur Betäubung von Rädertieren, Paramaecien usw. in ausgestrecktem Zustande. Zool. Anz. 87.

PLATE, L., 1885: Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 19.

— 1890: Über die Rotatorienfauna des bottnischen Meerbusens usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. 49.

REMANE, A., 1929: Rotatoria. In GRIMPE, G.: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Teil VII e.

ROUSSELET, CH., 1902: The Genus Synchaeta: a monographic study, usw. Journ. of the R. Micr. Soc., London.

— 1909: On Synchaeta fennica sp. n., usw. Ebenda. London.

RUNNSTRÖM, J., 1926: Synchaeta neapolitana ROUSSELET und S. littoralis ROUSSELET von der schwedischen Westküste. Ark. för Zool. 18 A, Nr. 17.

SCHULZE, P., 1929: Biologie der Tiere Deutschlands. (28) 10: Rotatoria von R. LUCKS.

SMITH, J. C., 1904: Synchaeta bicornis usw. Trans. of the Amer. Micr. Soc. 25.

SEEHAUS, W., 1930: Zur Morphologie der Radertiergattung Testudinella BORY DE VINCENT (= Pterodina). Zeitschr. f. wiss. Zool. 137.

ZELINKA, C., 1888: Studien uber Radertiere. II. Der Raumparasitismus und die Anatomie von Discopus synaptae n. gen. nov. spec. Zeitschr. f. wiss. Zool. 47.

— 1907: Die Rotatorien der Plankton-Expedition. Ergebn. d. Plankton-Exp. d. Humboldt-Stift. 2.

Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene (Apis mellifica L.).

Von

Erich Kratky.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg a. L.)

Mit 27 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

A. Einleitung.

Die Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene, für die bisher der wenig zutreffende Name »Speicheldrüsen« gebräuchlich ist, sind schon mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen.

Die älteren Arbeiten, die sich mit ihnen befassen, diejenigen von SWAMMERDAM (1752), RAMDOHR (1811), MECKEL (1846), DÖNHOFF (1854 und 1858), LEUCKART (1855), LEIDIG (1859), FISCHER (1871) und WOLFF (1875), sind nicht frei von Irrtümern. Da die technischen Voraussetzungen für das Gelingen schwieriger mikroskopischer und chemischer Feststellungen damals noch fehlten, haben sie nur geringe Bedeutung fur die heutige Forschung. Wertvoll ist die umfangreiche Arbeit von SCHIEMENZ (1883), die eine eingehende Beschreibung des Baues und der Lage der Drüsen bringt, sowie richtige Angaben über den Zustand der Drüsen bei Bienen verschiedenen Alters enthält. Die nachfolgende Arbeit von SCHONFELD (1887) zeitigt keine wesentlichen neuen Ergebnisse. BORDAS (1895) stellt nicht speziell die Drüsen der Honigbiene in den Mittelpunkt seiner Betrachtungen; seine Untersuchungen erstrecken sich vor allem auf die Morphologie und Histologie der homologen Drüsensysteme bei den anderen Hymenopteren. Über alle Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene zugleich ist zuletzt von HESELHAUS (1922) gearbeitet worden. Die Arbeit setzt die vergleichenden Untersuchungen uber die Drüsensysteme im Reich der Hymenopteren, die schon SCHIEMENZ (1883) und BORDAS (1895) angefangen haben, fort. Bei den älteren Autoren sind die »Speicheldrusen« mit den verschiedensten Namen belegt worden. HESELHAUS (1922) benennt ebenso wie JANET (1898) die Drüsen nach der Lage der Ausmundungsstelle. Da die von ihm gewahlten Bezeichnungen heute die gebrauchlichsten sind und auch von ZANDER (1922) und SNODGRASS (1925) in ihre Werke uber die Honigbiene übernommen wurden, lege ich sie auch der vorliegenden Arbeit zugrunde. Ich unterscheide demnach (siehe Abb. 1 und 2):

1. die Pharynxdruse (Schlunddruse),
2. die Mandibeldruse (Kauladendrüse),
3. die Labialdrusen (Lippendrüsen).

Die einzelligen Postgenaldrusen und die Corpora allata wurden in diesem Zusammenhang nicht untersucht.

Die bisher aufgezahlten Arbeiten sind fast alle rein morphologisch und histologisch eingestellt. Ihre Angaben uber die Funktion der Drüsen beruhen auf bloßen Vermutungen. Anders geht zuerst LANGER (1909) vor. Er untersuchte weniger die Drusen selbst als die Produkte, die von den Bienen erzeugt werden, und von denen zu vermuten ist, daß ihnen entweder Drusensecret beigemischt sei, oder daß sie uberhaupt aus solchen Secreten bestünden. Mit Hilfe der biologischen Eiweißmethode hat er den Nachweis erbracht, daß im Honig, im Futtersaft sowie im verarbeiteten Pollen, dem »Bienenbrot«, ein Eiweiß enthalten ist, das aus Drüsen junger Bienen stammen muß. In den Mittelpunkt der Erörterungen rückt von da ab immer mehr das schon von FISCHER (1871), SCHIEMENZ (1883), SCHÖNFELD (1887) u. a. angeschnittene und heftig umstrittene Problem: Ist der von Arbeitsbienen erzeugte Futtersaft ein Produkt von Drusen oder des Chylusdarmes? Obwohl durch LANGER (1909) diese Frage endgultig dahin beantwortet ist, daß als Erzeuger nur eine im Kopf gelegene Drüse, und

zwar höchstwahrscheinlich die Pharynxdrüse, in Frage kommt, wurden noch lange Zeit, vor allem von Vertretern der praktischen Bienenzucht, abweichende Ansichten aufrechterhalten. Auch JORDAN (1911) schloß sich in seiner »Physiologie der Ernährung« der Chylusdarmtheorie von SCHONFELD (1887) an, anscheinend in Unkenntnis der Arbeit von LANGER (1909). Durch METZER (1910) wurde jedoch der Nachweis erbracht, daß morphologischen Grunden zufolge aus dem Chylusdarm nichts erbrochen werden kann. Damit hat die Ansicht von SCHONFELD (1887) ihre Hauptstütze verloren. JORDAN (1913) verschließt sich übrigens dem durch METZER (1910) erhobenen Einwand nicht, ohne jedoch klar Stellung zu nehmen. Die spater folgenden Arbeiten von TRAPPMANN (1923), RÖSCH (1925), SOUDEK (1927) und KOMAROW (1929) uber die Pharynxdrüse der Honigbiene sowie die chemischen Arbeiten von KOEHLER (1922), LANGER (1928) und ELSER (1928/1929) über den Futtersaft brachten weitere Stutzen dafür, daß der Futtersaft zumindest in seinen wesentlichen Bestandteilen ein Secret der Pharynxdruse sei.

Auf Grund der Futtersafttheorie wurde die Pharynxdruse in den Mittelpunkt der Untersuchungen gestellt. So kam es, daß die anderen Drüsensysteme fast gar nicht mehr bearbeitet wurden. Es finden sich nur gelegentliche Hinweise über die mögliche Funktion dieser Drüsen. Weil es sich hierbei meist um reine Vermutungen handelt, kann auf eine ausfuhrliche Aufzahlung an dieser Stelle verzichtet werden, da bei Besprechung der einzelnen Drusen die verschiedenen Ansichten doch noch berücksichtigt werden müssen.

Die Untersuchungen von LANGER (1902 und 1909), MUTTELET (1911), v. FELLENBERG (1911), GOTHE (1914) u. a. uber die Fermente des Honigs machen es wahrscheinlich, daß die Drusen der Honigbiene auch als Fermenterzeuger dienen. Nach LANGER (1909) kommt vor allem die Pharynxdruse in Betracht. Über den Fermentgehalt des Futtersafts liegen zwei Angaben vor. Nach KOEHLER (1922) enthält der Futtersaft keine Fermente. LANGER (1928) dagegen hat in ihm Invertase und Diastase gefunden. Über die Fermente des Bienenkörpers ist von ERLENMEYER und v. PLANTA (1874), AXENFELD (1903), PETERSEN (1912), KOEHLER (1922), SARIN (1922), EVENIUS (1926) und PHILLIPS (1927) gearbeitet worden. Den Fermentgehalt der Drüsen haben allerdings nur ERLENMEYER und v. PLANTA (1874) und EVENIUS (1926) untersucht. Sie haben Diastase, Glycogenase, Invertase und Protease nachgewiesen. Da die genannten Autoren aber stets nur die Extrakte ganzer Bienenkopfe untersucht haben, steht eine sichere Entscheidung darüber aus, von welchem der drei Drüsensysteme des Bienenkopfes oder von welchen anderen Geweben die Fermente geliefert werden. Infolgedessen widersprechen sich auch die Vermutungen über die Herkunft der Fermente. EVENIUS (1926) vermutet in der Mandibeldruse deren Erzeuger. Trifft die Angabe KOEHLERS (1922) zu, daß der Futtersaft keine Fermente enthält, dann scheidet die Pharynxdrüse als Lieferant aus. Nach LANGER (1909 und 1928) dagegen kommt gerade sie als Erzeuger von Invertase und Diastase in Frage. Der Versuch einer Aufklarung dieses Widerspruchs ist Gegenstand dieser Arbeit.

Von entscheidender Bedeutung für den Gang meiner Untersuchungen sind weiterhin die Veröffentlichungen von RÖSCH (1925, 1927 und 1930) uber die Arbeitsteilung im Bienenstaat. Nach RÖSCH (1925) verrichtet die Biene nacheinander eine Reihe von Tätigkeiten, wobei zeitweise einzelne Organe

spezifisch den betreffenden Tätigkeiten angepaßt und in entsprechend reger Funktion sind. So hat Rösch (1925) z. B. beim Eintritt eines Tieres in die Brutpflegeperiode eine starke Tätigkeit der Pharynxdruse feststellen können; nach Beendigung dieser Periode und beim Übergang des Tieres zu anderen Verrichtungen wird diese Drüse wieder funktionslos. Man darf sie also zu der Brutpflegetätigkeit in Beziehung setzen, eine Annahme, die im Zusammenhang mit anderen Beobachtungen die Funktion der Drüse als Futtersafterzeugerin ziemlich sichergestellt hat. Die Erfolge, die das Vorgehen von Rosch (1925) gezeitigt hat, legen nahe, seine Untersuchungsweise auch auf die anderen Drüsensysteme auszudehnen.

Die vorliegende Arbeit unternimmt den Versuch, die Gesamtheit der Drüsensysteme in Kopf und Thorax während der ganzen Lebenszeit einer Biene und bei ihren verschiedenen Tätigkeiten zu untersuchen. Dieser Absicht dienten einerseits makroskopische und mikroskopische Untersuchungen des Drüsenzustandes bei Tieren jedes Lebensalters und jeder Tätigkeit, andererseits physiologische Experimente zur Feststellung des Tätigkeitsverlaufs der Drüsen unter veränderten Verhältnissen. Daß vornehmlich Arbeitsbienen das Untersuchungsmaterial abgaben, erklärt sich aus dem besonderen praktischen Interesse, das gerade diesen Gliedern des Bienenstaates entgegengebracht wird, und aus der nur so gewährleisteten Möglichkeit der Beschaffung ausreichenden Materials.

Es sei mir hier gestattet, Herrn Prof. Dr. F. Alverdes fur das Interesse zu danken, das er jederzeit meiner Arbeit entgegengebracht hat. Besonderen Dank schulde ich auch dem Leiter der Lehr- und Versuchsanstalt für Bienenzucht bei dem Zoologischen Institut der Universitat Marburg, Herrn Dr. Freudenstein, dafur, daß er mir immer das erforderliche Material zur Verfügung gestellt und mich immer mit seinem Rat unterstutzt hat. Ferner bin ich den Herren Prof. Dr. Tönniges, Privatdozent Dr. Mattes und Privatdozent Dr. Schlieper zu Dank verpflichtet.

B. Material und Untersuchungsmethoden.

Um immer genügend Bienen von bekanntem Lebensalter zur Hand zu haben, wurden vor Beginn der Versuche gedeckelte Brutwaben in einen Brutschrank von 30—35° C gesetzt. Die ausschlüpfenden Bienen wurden jeden Tag abgelesen und nach der Methode von v. Frisch (1923) gezeichnet. Diese Tiere, deren Geburtstag somit genau bekannt war, wurden entweder einem normalen Bienenvolk beigegeben oder in einen Beobachtungsstock (nach v. Frisch) gesetzt. Bei Fütterungsversuchen hielt ich die Tiere anfangs in kleinen Einmachgläsern, die oben durch ein Tuch verschlossen waren. Spater verwandte ich einen Kasten, der in mehrere Fächer abgeteilt war. In jedes Fach hängte ich ein kleines Rähmchen mit einem Stück Mittelwand. Ein Völkchen bestand aus 50—200 Bienen. Das Zusetzen einer Königin, wie Rösch (1930) es vornahm, ist nicht notwendig. Allerdings halten sich die Tiere bei Gegenwart einer Königin etwas länger. Es gelang mir jedoch, junge Bienen auch ohne Königin über 5 Wochen

zu halten. Nach meinen Erfahrungen spielt die Temperatur im Kasten eine wesentliche Rolle. Im Brutschrank tobten sich die Tiere leicht zu Tode. Andererseits erstarrten sie leicht in kalten Nächten, wenn sie sich außerhalb des Brutschrankes befanden. Um dieses zu vermeiden, setzte ich die Tiere neben ein Wasserbad von 40—45° C. Bietet man den Tieren flüssige Nahrung in offener Schale, so verschmieren sie sich leicht und gehen daran ein. Am besten ist es daher, über das Futtergefaß etwas Drahtgaze zu spannen.

An Fixierflüssigkeiten benutzte ich Gemische nach Zenker, Carnoy und Flemming (schwache Lösung) und Susa. Um das Chitin schneidbar zu machen, wurde es durch 24—48stündige Behandlung in Diaphanol aufgeweicht. Beim Schneiden von ganzen Köpfen und Bruststücken betrug die Schnittdicke 10 bis 15 μ. Zur Herstellung von Übersichtspräparaten erwies es sich als vorteilhaft, Rasiermesserschnitte von den mit Diaphanol aufgehellten Köpfen und Bruststücken anzufertigen. Auch die Betrachtung ganzer aufgehellter Köpfe gab Aufschluß über den Verlauf der Drüsengänge im Kopf. Zur histologischen Untersuchung wurden die Drusen nach Fixierung ganzer Köpfe in einer der Übergangsflüssigkeiten herauspräpariert. Die Dicke der Schnitte betrug bei solchen isolierten Drüsen 4—6 μ. Gefärbt wurde meist mit Heidenhain-Hämatoxylin und nachfolgend mit Eosin. Seltener wurde Safranin oder die Ehrlich-Biondi-Färbung angewandt.

Bei Fermentuntersuchungen ging ich zunachst in gleicher Weise wie Dirks (1922), Sarin (1922) und Evenius (1926) vor. Meist verwandte ich für je eine Fermentuntersuchung die Drusenextrakte von zehn Tieren. Die Drusen wurden unter der Lupe (bei zehnfacher Vergrößerung) in physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert und in kleine verschließbare Glaschen gebracht. Dort wurden sie mit kleinen Spateln zerdruckt und mit 4 ccm destillierten Wassers 24 Stunden im Thermostaten bei 35° C extrahiert. In einzelnen Fällen benutzte ich auch die Extrakte ganzer Köpfe. Zur Desinfektion wurde Toluol zugesetzt. Bei jeder Untersuchung wurden Kontrollversuche ausgefuhrt, in denen die Fermente durch Kochen zerstört waren.

Die Methode des Zerquetschens und Extrahierens der Drüsen hat den Nachteil, daß hierbei auch die eigentlichen Zellfermente (Endofermente) in Freiheit gesetzt und durch diese positive Reaktionen vorgetauscht werden könnten. Wenn es sich aber bei den festgestellten Fermenten um derartige Zellfermente handeln sollte, dann hätten sie zu jeder Zeit und wohl auch in anderen Drüsengeweben gefunden werden mussen. Auch die Stärke der Reaktion muß eine Entscheidung darüber zulassen, ob es sich um Endofermente handelt oder nicht. Wegen der Kleinheit der Objekte ist außerdem keine andere Methode als die des Extrahierens möglich. Feststellung von Invertase und Diastase geschah nach der von Evenius (1926) angewandten Methode. Bei der Invertaseprüfung wurden zu 5 ccm 2%iger Rohrzuckerlösung 0,8 ccm Extrakt zugefügt. Die Fehlingsche Probe wurde nach 10—60 Minuten ausgeführt. Es wurden hierbei die Reagenzien in der von Elser (1929) angegebenen Konzentration benutzt. Zum Nachweis von Diastase wurde 1 ccm Extrakt mit ein bis acht Tropfen 1%iger Stärkelösung versetzt und 1 Stunde lang in ein Wasserbad von 36—40° C gestellt. Die Stärkelösung wurde jedesmal frisch angesetzt (siehe Abderhalden 1928).

Da mit der von DIRKS (1922) und EVENIUS (1926) angegebenen Methode, Protease durch Andauung von Froschmuskulatur nachzuweisen, nicht immer eindeutige Ergebnisse erzielt wurden, benutzte ich die auch von SARIN (1921 und 1922) angewandte Methode der Caseinverdauung nach GROSS, FULD und MICHAELIS (ABDERHALDEN 1910). Diese Methode hat vor allem auch den Vorteil, daß sie sich schneller ausfuhren läßt, wodurch Fehlerquellen (Bakterienwirkung) ausgeschaltet werden. Außerdem läßt die Stärke und Schnelligkeit der Reaktion einen ungefähren Schluß auf die Menge des Fermentes zu.

Zur p_H-Bestimmung wurden die Drüsen von zehn Tieren in destilliertem Wasser herauspräpariert und in 12 ccm destilliertem Wasser zerquetscht. Hiervon wurden 6 ccm sofort zur Untersuchung verwandt. Die anderen 6 ccm wurden weiterhin auf das Doppelte verdunnt, und von diesem verdünnten Extrakt wurden wieder 6 ccm untersucht. Meist wurde noch ein drittes Mal verdunnt und auch dieser Extrakt untersucht. Die jeweilig erhaltenen p_H-Werte schwankten höchstens um eine oder zwei Dezimalen. Die Bestimmung selbst geschah mit den Indikatoren der Dauerreihe nach MICHAELIS. Zwar bestehen gegen diese Methode manche Bedenken, vor allem gegen die starke Verdünnung mit destilliertem Wasser. Vergleicht man aber die mit der Methode gefundenen p_H-Werte für die Extrakte der Pharynxdruse mit den von ELSER (1929) angegebenen des Futtersaftes, so stellt sich eine weitgehende Übereinstimmung heraus. Die von mir für den Darmextrakt gefundenen Werte stimmten gleichfalls mit den von ELSER (1929) gefundenen Werten überein. Auffallend ist auch, daß trotz mehrmaliger Verdunnung keine nennenswerten Unterschiede im Ergebnis auftraten. Zur Kontrolle wurde außerdem nach der Methode von SCHMIDTMANN (ROMEIS 1928) gearbeitet. Die Drusen wurden unter einer Binocularlupe herauspräpariert und mit einem kleinen Kornchen Indikatorsubstanz (Indikatorenreihe von LAUTENSCHLAGER, Munchen) zerquetscht. Durch die auftretende Färbung (Tabelle 2) läßt sich ein Intervall ermitteln, in dem das gesuchte p_H liegt. Die nach beiden Methoden ermittelten Werte zeigten gute Übereinstimmung.

C. Eigene Untersuchungen.

I. Die Pharynxdrüse (Schlunddrüse).

a) Morphologie.

Die Pharynxdrüse ist nur bei der Arbeitsbiene voll ausgebildet. Bei der Königin fehlt sie entweder vollkommen, oder sie ist nur rudimentär vorhanden. Neuerdings hat KOMAROW (1929) auch bei Drohnen in geringem Prozentsatz Rudimente der Pharynxdrüse gefunden. Dabei handelt es sich sowohl bei Königinnen wie bei Drohnen immer nur um mehr oder minder erkennbare Anlagen der Drüsenausmündungen auf den Schlundplättchen.

Die Drüse besteht bei der Arbeiterin aus zwei 1—1,5 cm langen Schläuchen, die, jeder für sich, auf dem im Pharynx gelegenen Schlundplättchen ausmünden (Abb. 1 und 2). Für die äußere Gesamtgestaltung der freigelegten Drüse sei auf die Abbildungen bei ZANDER (1922), SOUDEK (1927) und LEUENBERGER (1929) verwiesen. An der Unterseite

des Schlundplättchens befindet sich eine Art kleinen Reservoirs. Da, wo die stark chitinösen Wände dieses Reservoirs in die weicheren des

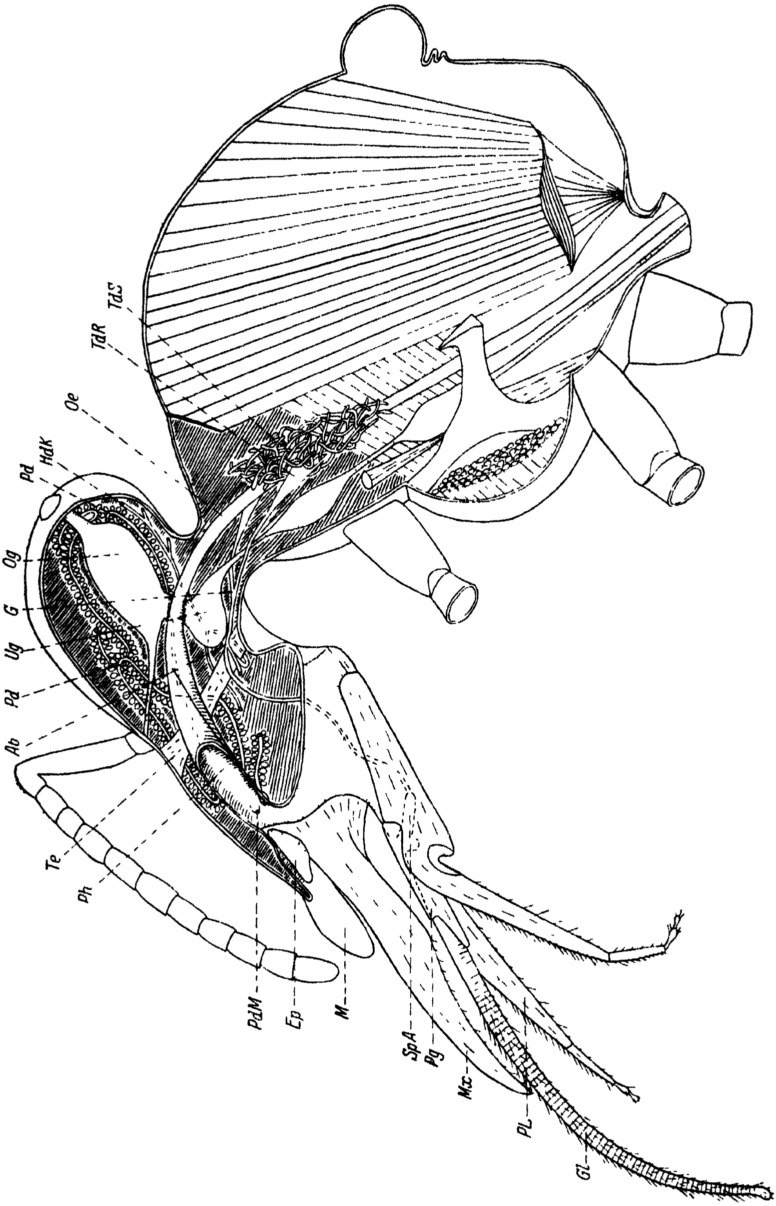


Abb. 1 Kopf und Thorax einer Arbeiterin von *Apis mellifica* L. Halbschematischer Medianschnitt. Lage der Pharynxdrüse und der Labialdrüsen. Vergr 13 fach. *Ab* Einmündung der Hinterkopfdrüsengänge. *Ep* Epipharynx, *G* Gabelung des Thoraxdrüsenkanals, *Gl* Glossa, *HdK* Hinterkopfdrüsenkanal, *M* Mandibel, *Mx* l. Maxille, *Oe* Oesophagus, *Og* Oberschlundganglion, *Pd* Pharynxdrüse, *PdM* Pharynxdrüsenmündung, *Pg* Paraglossa, *Ph* Pharynx, *PL* Palpus labialis, *SpA* Speichelampulle (Lapialdrüsenmündung), *Te* Tentorium, *TdR* Thoraxdrüsenreservoir, *TdS* Thoraxdrüsenschlauch, *Ug* Unterschlundganglion.

Sammelkanals übergehen, verengert sich der lichte Querschnitt stark (Abb. 2, *PdM* und Abb. 5, *PdV*). Während die lichte Weite des Sammel-

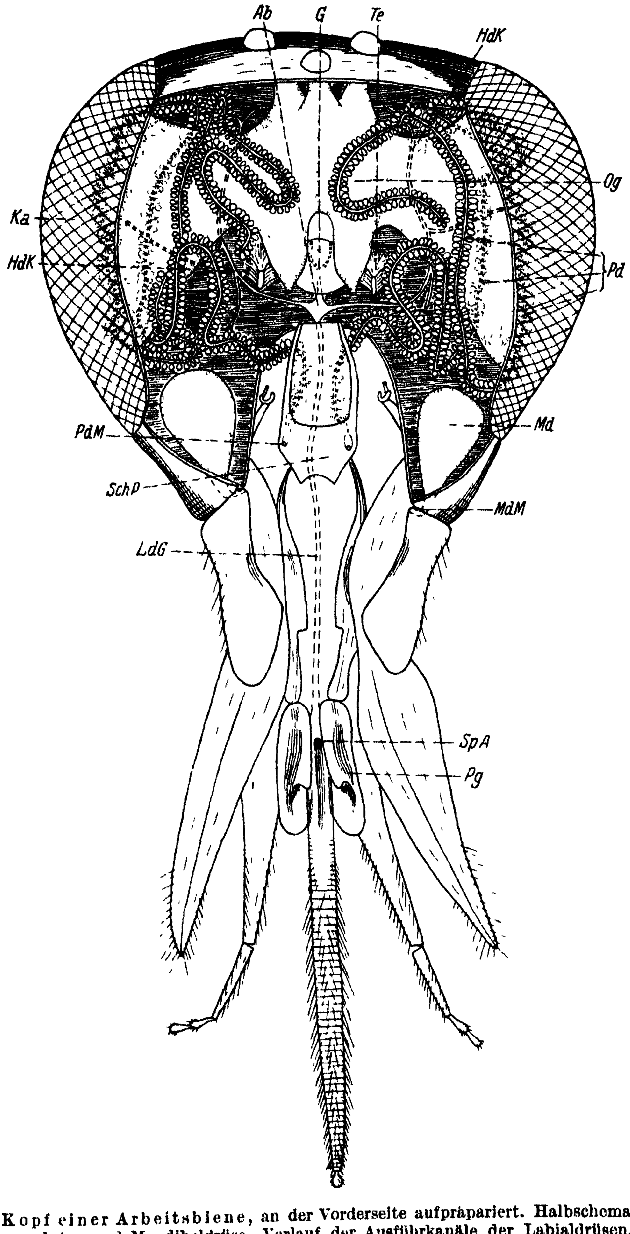


Abb. 2. Kopf einer Arbeitsbiene, an der Vorderseite aufpräpariert. Halbschematisch. Lage der Pharynxdrüse und Mandibeldrüse. Verlauf der Ausführkanäle der Labialdrüsen. Die überdeckten Teile sind gestrichelt gezeichnet. Vergr. 16fach. *Ab* Einmündung der Hinterkopfdrüsengänge, *G* Gabelung des Thoraxdrüsenkanals, *HdK* Hinterkopfdrüsenkanal, *Ka* Komplexauge, *LdG* Ausführgang der Labialdrüsen, *Md* Mandibeldrüse, *MdM* Mündung der Mandibeldrüse, *Oe* Oesophagus, *Og* Oberschlundganglion, *Pd* Pharynxdrüse, *PdM* Pharynxdrüsenmündung, *Pg* Paraglossa, *Ph* Pharynx, *SchP* Schlundplättchen, *SpA* Speichelampulle (Labialdrüsenmündung), *Te* Tentorium.

kanals sonst durchschnittlich 35—40 μ beträgt, mißt sie hier nur 14 μ. Kurz hinter der Verengerung beschreibt der Kanal einen scharfen Knick und erstreckt sich dann aufwärts in mehreren Windungen durch den Kopf. Die Bedeutung der eigentümlichen Gestaltung dieser Ausmündung erklärt sich vielleicht aus der Art und Weise der Secretabgabe. Der Ausfluß des Secrets muß passiv durch Veränderung der Druckverhältnisse im Pharynx bewirkt werden, da ein aktiv arbeitender Verschlußmechanismus nicht vorhanden ist. — Jeder Kanal beschreibtzunächst einen kleineren Bogen an der vorderen Kopfwand (Abb. 2), verläuft in Schlingen hinter dem Lobus opticus bis fast an die obere Wand der Kopfkapsel und wendet sich dann wieder zur Vorderseite, wo er nach einer größeren Windung blind endet (Abb. 2). Der Verlauf der Sammelkanäle im Kopf kann bei einzelnen Tieren von dieser Darstellung etwas abweichen.

An den beiden Sammelkanälen, die keine besonders differenzierte Wandverdickung zeigen und nicht secernieren können, sitzen zahlreiche kleine Drüsenloben. Bei der ausschlüpfenden Biene sind die Loben noch wenig umfangreich. Ihr Durchmesser beträgt nach Soudek (1927) noch 30—70 μ. Schnitte durch den Kopf einer ausschlüpfenden Arbeiterin zeigen die Drüsenloben in den zerfallenden Fettkörper eingebettet, in dem sie gebildet worden sind (Abb. 4). Bei der 3tägigen Biene sind die Loben größer geworden, so daß sie sich häufig schon mit ihren Rändern berühren (Abb. 3). Sie messen durchschnittlich 70 bis 150 μ. Der Fettkörper ist bis auf geringe Reste verschwunden. Bei 6—9tägigen Bienen, meist jedoch auch bei noch älteren Bienen, füllen die Loben den Kopf prall aus, so daß kein Platz mehr zwischen ihnen frei bleibt (Abb. 5). Auf diesem Stadium messen die Loben durchschnittlich 150—200 μ, zuweilen auch bis 240 μ. Vom 10. Lebenstage der Biene ab können die Drüsenloben wieder an Größe abnehmen und zurückgebildet werden. Soudek (1927) unterscheidet von dem Zeitpunkt ab, an dem die Drüse ihre höchste Ausbildung zeigt, vier Größenstufen der Drüse, die hier als Stadien I—IV bezeichnet werden sollen. Stadium I zeigt die Drüsen in höchster Ausbildung. Die Loben bedecken den Sammelkanal vollkommen, so daß dieser bei der herauspräparierten Drüse nicht ohne weiteres zu sehen ist. Auf Stadium II sind die Loben kleiner geworden. Ihre Größe dürfte etwa der von 3 Tage alten Bienen entsprechen. Der Sammelkanal ist an der freigelegten Drüse zwischen den Loben zu sehen. Stadium III zeigt Drüsenloben, die denen von ausschlüpfenden Bienen entsprechen. Auf dem Stadium IV sind die Drüsen noch weiter zurückgebildet. Der Durchmesser der Drüsenloben ist dann meist nicht größer als der des Sammelkanals.

Nach SOUDEK (1927) beginnt die Rückbildung der Pharynxdrüse mit dem 20. Lebenstage der Biene. Bei den von ihm untersuchten Brutbienen (d. h. von Brutwaben genommenen Bienen) wiesen 78,3%

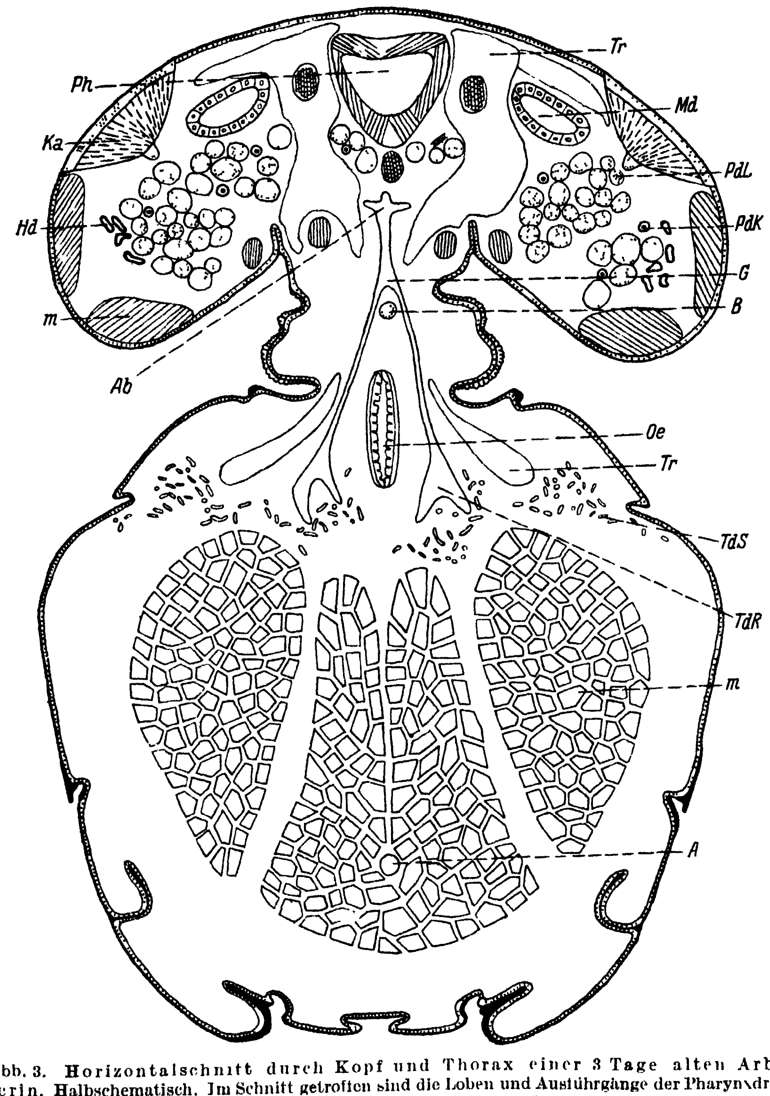


Abb. 3. **Horizontalschnitt durch Kopf und Thorax einer 3 Tage alten Arbeiterin.** Halbschematisch. Im Schnitt getroffen sind die Loben und Ausführgänge der Pharynxdrüse, die Mandibeldrüse, einige Säckchen der Hinterkopfdrüse und die Einmündung der beiden Hinterkopfdrüsengänge, Reservoire und Schläuche der Thoraxdrüse. Vergr. 17fach. *A* Aorta, *Ab* Einmündung der Hinterkopfdrüsengänge, *B* Bauchmark, *G* Gabelung des Thoraxdrüsenkanals, *Hd* Hinterkopfdrüsensäckchen, *Ka* Komplexauge, *m* Muskulatur, *Md* Mandibeldrüse, *PdL* Pharynxdrüsenloben, *PdK* Pharynxdrüsenkanal, *Ph* Pharynx, *TdR* Thoraxdrüsenreservoir, *TdS* Thoraxdrüsenschlauch, *Tr* Trachee, *Oe* Oesophagus.

Drüsen auf, die dem Stadium I entsprachen; dem Stadium II und III entsprachen je 10%, dem Stadium IV 1,6%. Für Pollensammlerinnen (70 Tiere) fand er in zwei Versuchsreihen folgende Prozentzahlen:

Stadium I: 11,4% und 8,6%.
Stadium II: 8,5% und 14,3%.
Stadium III: 65,7% und 57,1%.
Stadium IV: 14,3% und 20%.

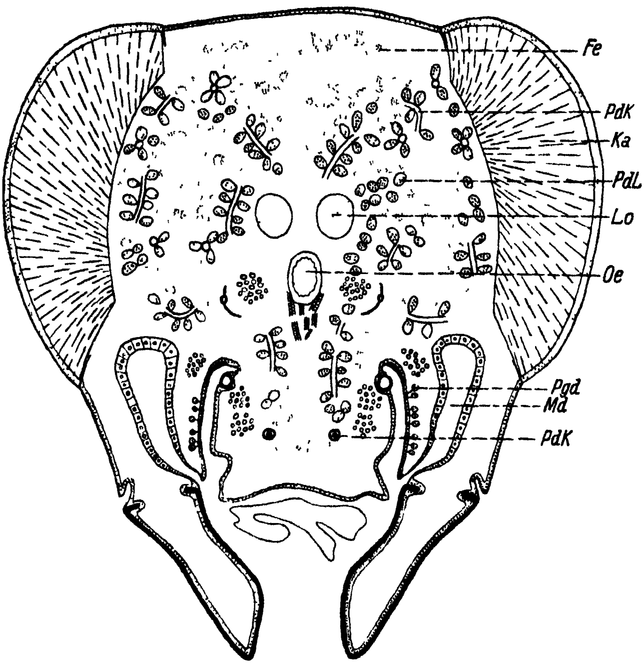


Abb. 4. Frontalschnitt durch den Kopf einer ausschlüpfenden Arbeitsbiene. Halbschematisch. Die Pharynxdrüse ist noch unentwickelt. Vergr. 17fach. *Fk* Fettkörper, *Ka* Komplexauge, *Lo* Lobus olfactorius, *Md* Mandibeldrüse, *Oe* Oesophagus, *PdK* Pharynxdrüsenkanal, *PdL* Pharynxdrüsenloben, *Pgd* Postgenaldrüsen.

Nektar- und wassersammelnde Bienen zeigten keine Drüsen mehr, die dem Stadium I entsprachen; für Stadium II fand er ungefähr je 10%, für Stadium III 26,6%, 80%, Stadium IV 63% bzw. 10%. Nach Rösch (1925) beginnt die Rückbildung mit dem 10. Lebenstage und ist mit dem 18.—20. Lebenstage beendet, so daß Tiere von diesem Alter meist rückgebildete Pharynxdrüsen besitzen, die an Größe denen der ausschlüpfenden Bienen gleichen. Komarow (1929) setzt den Zeitpunkt der Rückbildung etwas später an als Rösch (1925) und Soudek (1927). Sie kann nach ihm vom 10.—25. Lebenstage der Imago an eintreten.

Meine Ergebnisse sind in der Tabelle 1 zusammengestellt. Es zeigt sich, daß bei 6—10 Tage alten Bienen die Drüsen fast sämtlich dem Stadium I entsprechen. Mit zunehmendem Alter wird der Prozentsatz von Tieren mit Drüsen vom Stadium I geringer. Bei 10—30 Tage alten Bienen zeigten 44,8% Drüsen vom Stadium I, 37,2% vom Stadium II, 13,5% vom Stadium III und 4,5% vom Stadium IV. Die Tätigkeit der Tiere dieser Gruppe war nicht in allen Fällen festzustellen. Von den unter Nr. 5—8 aufgeführten Tieren wurden 30—50% bei der Brut-

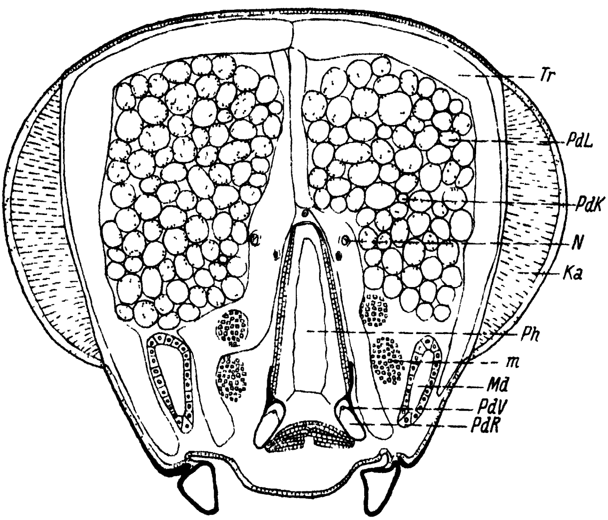


Abb. 5. Frontalschnitt durch den Kopf einer 9 Tage alten Arbeitsbiene. Halbschematisch. Die Pharynxdrüse ist in voller Funktion. Vergr. 17fach. *Ka* Komplexauge, *m* Muskulatur, *Md* Mandibeldrüse, *N* Nerv, *PdK* Pharynxdrüsenkanal, *PdL* Pharynxdrüsenlobus, *PdR* Reservoirartige Erweiterung des Pharynxdrüsenkanals unter dem Schlundplättchen, *PdV* Verengerung des Pharynxdrüsenkanals, *Ph* Pharynx, *Tr* Trachee.

pflege beobachtet. In der Gruppe der 37—49 Tage alten Bienen besaßen 19,4% Drüsen vom Stadium I, 36,2% vom Stadium II, 25% vom Stadium III und 19,4% vom Stadium IV. Die in Tabelle 1 unter Nr. 13 und 14 aufgeführten Tiere wurden größtenteils bei der Sammelarbeit gefangen. Für Pollen sammelnde Bienen von unbekanntem Alter ergaben sich ähnliche Werte: Stadium I 21,8%, Stadium II 43,4%, Stadium III 17,4%, Stadium IV 17,4% (Tabelle 1). Bei den Nektar und Wasser eintragenden Bienen waren die Werte für I und II noch mehr gesunken, die für III und IV dementsprechend gestiegen: I 16%, II 32%, III 24%, IV 28%. Es konnte also die Angabe Soudeks (1927), daß bei Pollen sammelnden Arbeiterinnen der Prozentsatz von Tieren

mit Drüsen im Stadium I und II größer ist als bei Nektar und Wasser eintragenden Bienen, bestätigt werden. Jedoch ist der Prozensatz für Stadium I auch bei diesen Tieren im Gegensatz zu dem von SOUDEK (1927) gefundenen Wert noch sehr hoch. Bei überwinternden Bienen, die im Frühjahr herausgefangen wurden, und zwar zum Teil lange vor dem Bruteinsatz, betrug der Prozentsatz für Tiere mit Drüsen vom Stadium I 9%, Stadium II 45,6%, Stadium III 15,5%, Stadium IV 29,9%. Eigenartig ist, daß nach dem längeren und kälteren Winter 1928/1929 Tiere mit Drüsen vom Stadium I und II in geringerer Zahl vorhanden waren als nach dem weniger strengen Winter 1929/1930 (siehe Tabelle 1). Ein Vergleich der Ergebnisse SOUDEKS (1927) mit den meinigen kann erst nach Besprechung der histologischen Verhältnisse erfolgen.

b) Histologie.

Jeder Lobus besteht aus 16—20 Drüsenzellen, von denen jede ein kleines Secretkanälchen zum Sammelkanal entsendet. Gewöhnlich vereinigen sich die Secretkanälchen eines Lobus zu einem Bündel, so daß ihre Mündungen die Wand des Sammelkanals siebartig durchlöchern (Abb. 6a und b, 10a und c). Der extracelluläre Teil der Kanälchen ist glatt und wird nach SOUDEK (1927) von kleinen Zellen gebildet, deren Kernchen bei jungen Bienen meist noch zu sehen sind (Abb. 6a und 10c). Eine Abgrenzung des Plasmas dieser Zellen von dem der Drüsenzellen ist jedoch nicht mehr zu erkennen. Der intracelluläre Teil der Secretkanälchen ist gegliedert; er zeigt zartere Wände und wird von den Drüsenzellen selbst gebildet. Die Kanälchen verzweigen sich nicht und enden blind im Plasma. Bei ausschlüpfenden Bienen sind die Drüsenzellen mit einem dichten feinkörnigen Plasma erfüllt. Die Kerne sind annähernd kugelig. Wenn die Secretkanälchen dicht an sie herantreten, können sie in ihrer Form verändert werden.

Die Größenzunahme der Drüsenloben ist auf Wachstum der Drüsenzellen zurückzuführen. Zellteilungen finden in den Drüsen der ausgeschlüpften Biene nicht mehr statt. Die Secretabsonderung geschieht durch Vacuolen, die im Plasma entstehen und ihr Secret in die Secretkanälchen hineindiffundieren lassen. Meist sind bei einem secernierenden Lobus alle Drüsenzellen ziemlich gleichmäßig mit Vacuolen erfüllt. Als Ausnahme findet man gelegentlich von den Zellen eines Lobus nur eine einzige in starker Tätigkeit, während die anderen keine Vacuolenbildung aufweisen (Abb. 6c). Eine secernierende Drüse zeigt sämtliche Loben gleichzeitig in ihren Zellen mit Secretvacuolen erfüllt, und zwar ungefähr in gleichem Maße.

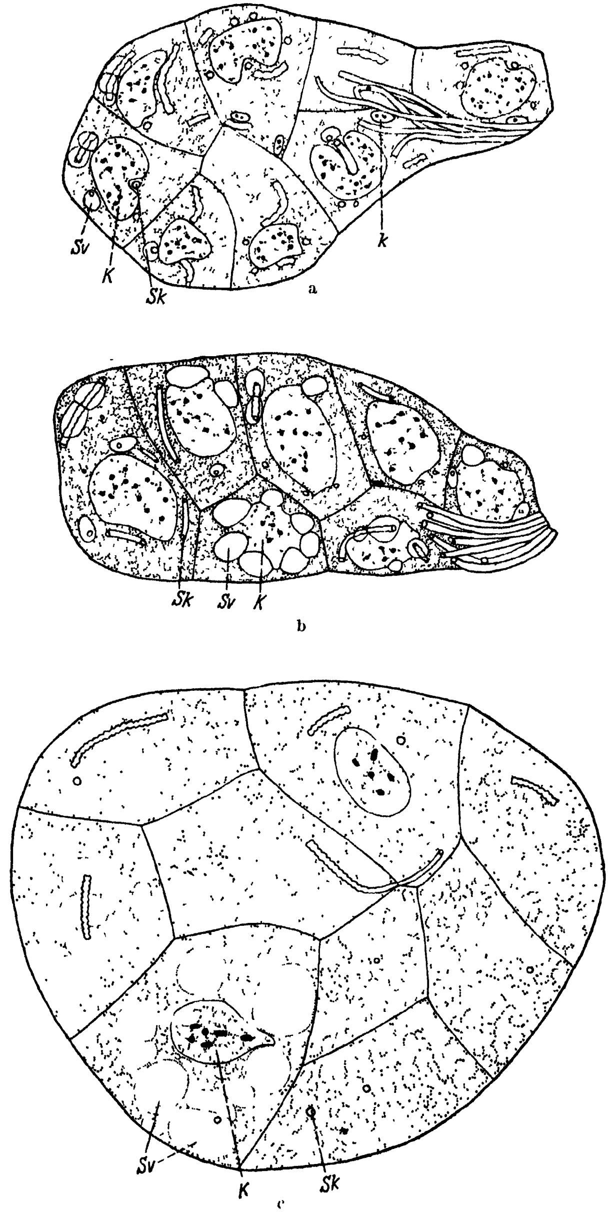


Abb 6. **Pharynxdrüsenloben** a) **einer ausschlüpfenden Arbeitsbiene.** Die Secretkanälchen schnüren die Kerne ein; b) **einer kurz vor dem Schlüpfen stehenden Arbeitsbiene.** In den Zellen treten schon Secretvacuolen auf; c) **einer 9 Tage alten Arbeitsbiene.** Ausnahmsweise zeigt nur eine Zelle starke Vacuolenbildung Vergr. 560fach *k* Kernchen, *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen, *Sv* Secretvacuole.

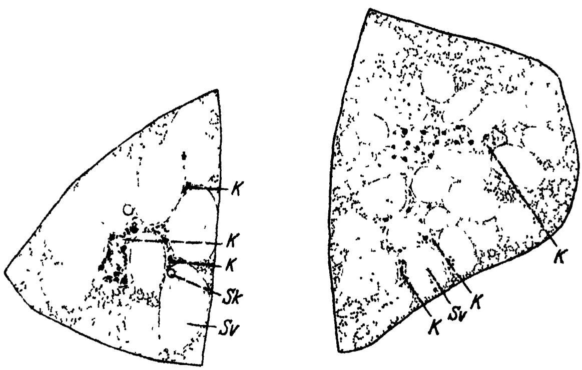
Rösch (1925) gibt an, daß die erste Vacuolenbildung sich 30 Stunden nach dem Ausschlüpfen beobachten läßt. Komarow (1929) setzt den Beginn der Vacuolenbildung etwas früher, 12 Stunden nach dem Ausschlüpfen, an. In vielen Fällen konnte ich dagegen schon Vacuolen in den Drüsenzellen sowie Secret im Sammelkanal solcher Tiere feststellen, die kurz vor dem Ausschlüpfen standen und aus noch gedeckelten Zellen entnommen waren. Der Schnitt durch einen Drüsenlobus eines solchen Tieres (Abb. 6b) entspricht ungefähr der Abbildung, die Soudek (1927) von einer 2tägigen Arbeiterin gibt. Die secernierenden Loben sind allerdings noch nicht größer als die nicht secernierenden und unterscheiden sich dadurch beträchtlich von denen einer volltätigen Drüse. Bei zwei derartigen von mir untersuchten Bienen war schon über die Hälfte aller Drüsenloben mehr oder minder stark mit Secretvacuolen erfüllt. Ein anderes Tier, das zur gleichen Zeit aus einer angrenzenden Zelle entnommen wurde, zeigte dagegen noch keinerlei Veränderung im Plasma und kein Secret im Sammelkanal.

Im Zusammenhang mit der Größenzunahme der Drüsenloben treten in den Zellen die Secretvacuolen immer zahlreicher auf. Sie nehmen an Größe zu und füllen bei Drüsen, die dem Stadium I entsprechen, die Drüsenzellen prall aus. Das Protoplasma liegt meist nur als schmaler Streifen zwischen den Vacuolen und der Zellwand. Als Ausnahme findet man zuweilen, daß Drüsen vom Stadium I trotz der beträchtlichen Größe ihrer Loben nur wenig oder gar keine Secretvacuolen in den Zellen aufweisen (Abb. 6c). Nach Rösch (1925) und Komarow (1929) wird die intensivste Vacuolenbildung im Laufe des 6. Lebenstages der Biene erreicht. Nach meinen Beobachtungen kann sie jedoch auch schon am 3. Tage eintreten. In einem solchen Fall unterscheiden sich die Loben einer 3 Tage alten Biene nach Größe und Vacuolenbildung kaum mehr von denen einer 9 Tage alten Biene mit Drüsen in höchster Ausbildung. Andererseits finden sich gelegentlich auch 2—3 Tage alte Arbeitsbienen, die noch gar keine, und 8 Tage alte Arbeiterinnen, die erst eine schwache Vacuolenbildung zeigen. Im Durchschnitt stimmen jedoch die Entwicklungsdaten, die Rösch (1925) und Komarow (1929) für die ersten 6 Lebenstage geben, mit meinen Befunden überein.

Die Zeit der stärksten Vacuolenbildung dauert vom 6. bis zum 9. Lebenstage der Biene. Gleichzeitig mit der Größenabnahme der Drüsenloben, die vom 10. Tage ab beginnen kann, wird auch die Vacuolisierung in den Drüsenzellen spärlicher. Während bei dem Stadium I die Vacuolen die Zellen prall ausfüllen (Abb. 8), liegen sie bei dem Stadium II schon nicht mehr so dicht aneinander gepreßt. Wenn die Drüsen-

loben an Größe wieder denen von ausschlüpfenden Bienen, also dem Stadium III entsprechen, sind in den Zellen meist nur wenig oder gar keine Vacuolen mehr vorhanden. Allerdings findet man zuweilen, vor allem im Winter und im Frühjahr, Tiere mit Drüsen vom Stadium III, deren Zellen noch prall mit Vacuolen erfüllt sind. Wenn die Drüsen dagegen dem Stadium IV in ihrem Umfang entsprechen, enthalten sie keine Vacuolen mehr.

Rösch (1925) gibt an, daß bei 18—20tägigen Bienen die Drüsen wieder denen von ausschlüpfenden Arbeiterinnen gleichen und keine Vacuolen in den Zellen aufweisen. Nach Komarow (1929) kann die Rückbildung vom 10.—25. Lebenstage der Bienen einsetzen. Meine Untersuchungen konnten diese Angaben nicht immer bestätigen. Die



a b

Abb. 7a und b. Drusenzellen aus einem Pharynxdrüsenlobus einer 13 Tage alten Arbeitsbiene. Kernveränderungen durch starke Vacuolisierung der Zellen. Vergr. 560fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen, *Sv* Secretvacuole.

Rückbildung beginnt frühestens mit dem 10. Lebenstage. Sie kann aber auch bedeutend später einsetzen. Die jüngsten von mir untersuchten Tiere mit vollständig zurückgebildeten Pharynxdrüsen waren 18 Tage alt. Ich habe aber selbst bei 48 Tage alten Bienen die Drüsen häufig noch in einer dem Stadium I entsprechenden Vacuolenbildung getroffen (Abb. 8). Mit zunehmendem Alter nahm allerdings der Prozentsatz an Tieren, welche die Drüsen in diesem Zustand zeigten, allmählich ab (vgl. Tabelle 1, Nr. 5—14). Da diese 48 Tage alten Arbeitsbienen die ältesten von mir untersuchten Sommerbienen sind, deren Alter genau feststand, liegt kein Grund zu der Annahme vor, daß nicht auch noch ältere Tiere Drüsen mit intensivster Vacuolisierung aufweisen können.

Von zwölf Bienen, die mitten im Winter, nämlich am 16. November und 8. Dezember 1928 und 18. Januar 1929 untersucht wurden, zeigte

keine die Drüsen im Stadium I mit stärkster Vacuolenbildung. Bei drei Tieren, deren Drüsen dem Stadium II entsprachen, war die Vacuolisierung bedeutend stärker, als es sonst bei diesem Stadium zu finden ist. Bei vier Bienen befanden sich die Drüsen im Stadium III und wiesen gleichfalls zum Teil noch starke Vacuolenbildung auf. Die übrigen fünf Tiere zeigten vollkommen rückgebildete Drüsen, die keine Vacuolen mehr enthielten.

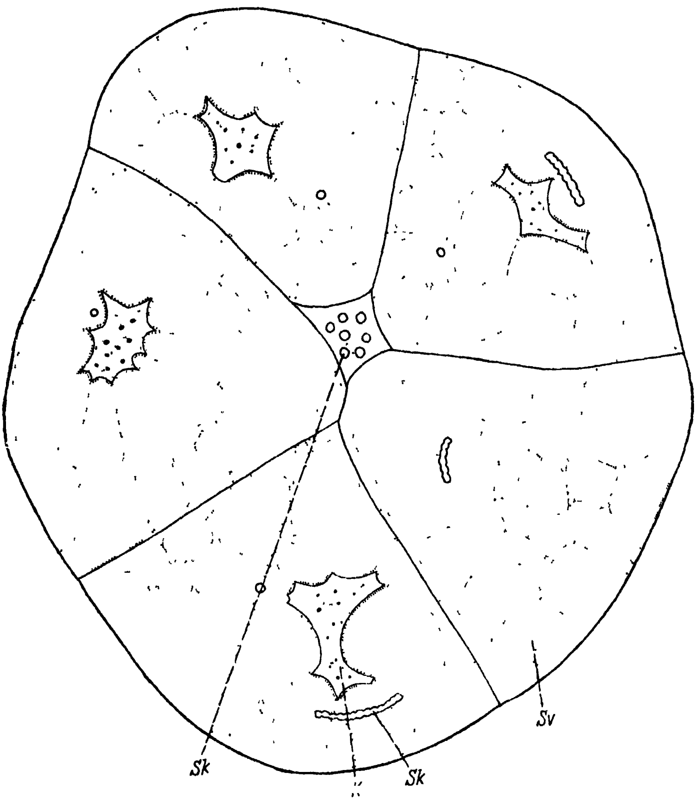


Abb. 8. Pharynxdrüsenlobus einer 48 Tage alten Arbeitsbiene. Die Drüse ist trotz des hohen Alters des Tieres in voller Funktion. Das Schnittbild entspricht dem Stadium I. Vergr. 560fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen, *Sv* Secretvacuole

Von 94 überwinterten Bienen, die in der Zeit von Ende Januar bis Anfang Mai untersucht wurden, zeigten ungefähr 10% die Drüsen im Stadium I mit stärkster Vacuolenbildung, 45% im Stadium II zum Teil gleichfalls mit starker Vacuolenbildung, 15% wiesen Drüsen im Stadium III auf. Auch bei diesen war fast die Hälfte noch reich mit Secretvacuolen erfüllt. 30% zeigten die Drüsen vollständig zurückgebildet und ohne Vacuolen in den Zellen. Das Alter der überwinterten

Tiere war zum Teil genau bekannt. Einzelne Bienen waren über 240 Tage alt (Tabelle 1, Nr. 22—24). Der Prozentsatz an Tieren mit Vacuolen in den Drüsen war nach dem weniger strengen Winter 1929/1930 etwas größer als nach dem Winter 1928/1929.

Parallel den geschilderten Veränderungen im Plasma laufen Veränderungen am Kern. Während des Auftretens der Vacuolen verändert sich die Gestalt der Kerne stark (Abb. 7a und b). Die Secretvacuolen liegen meist in Ausbuchtungen der Kerne, deren Form dadurch oft stark beeinflußt wird. SOUDEK (1927) hat gezeigt, daß auch Zahl und Größe der Chromatinstücke mit fortschreitendem Alter der Bienen abnehmen, was ich im allgemeinen bestätigen konnte. Ich habe jedoch auch auf Schnitten durch die Drüsenloben von alten Bienen gelegentlich die Kerne mit zahlreichen größeren Chromatinstücken erfüllt gefunden.

c) Physiologie der Drüse unter normalen Verhältnissen.

1. Die Stärke der Drüsentätigkeit auf den verschiedenen Altersstufen.

Auf Grund der Größe der Drüsenloben und der Intensität ihrer Vacuolisierung lassen sich mehrere Stufen der Stärke der Drüsentätigkeit feststellen:

1. Die Drüsen sind nicht in Tätigkeit, wenn sie an Größe denen von ausschlüpfenden Bienen entsprechen oder sogar noch kleiner sind (Stadium IV) und keinerlei Vacuolenbildung in den Drüsen aufweisen.

2. Sie sind in schwacher Tätigkeit, wenn ihre Größe der bei ausschlüpfenden Bienen entspricht oder sie nur wenig überragt (Stadium III) und in den Zellen Secretvacuolen vorhanden sind.

3. Die Drüsen sind in mittelstarker Tätigkeit, wenn sie an Umfang dem Stadium II entsprechen und die bei diesem Stadium gefundene Vacuolenbildung aufweisen.

4. Sie sind in starker Tätigkeit, wenn sie an Umfang dem Stadium I entsprechen und ihre Zellen prall mit Vacuolen erfüllt sind (Abb. 8).

Später zu erörternde Fermentuntersuchungen bestätigen diese Zusammenhänge. — Die morphologischen und histologischen Verhältnisse lassen also klar die wechselnde Stärke der Drüsentätigkeit während des Lebensablaufs der Biene erkennen. Bei der ausschlüpfenden Biene ist die Drüse noch nicht funktionsfähig. Sie befindet sich zunächst im »Ruhestadium«, wie KOMAROW (1929) es nennt. Er versteht hierunter die Zeit, in der noch keine Plasmaveränderungen auf eine secretorische Tätigkeit hindeuten. Dieses Stadium währt nach KOMAROW 12 bis

36 Stunden. In den meisten Fällen habe ich diese Angabe bestätigt gefunden. Wie schon auf S. 134 erwähnt, wurde jedoch verschiedentlich auch bei kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Tieren eine schwache Secretionstätigkeit der Drüsenzellen festgestellt. Andererseits waren auch bei über 2 Tage alten Bienen die Drüsen noch nicht in Tätigkeit getreten.

Vermutlich sind eine ganze Reihe von Faktoren für die Geschwindigkeit der Drüsenveränderungen maßgebend. Vielleicht stehen sie auch mit der Gesamtentwicklung des Tieres in Zusammenhang. Denn auch die Zeit, welche von der Eiablage bis zum Ausschlüpfen der Imago verstreicht, kann beträchtlich variieren. So schlüpften Tiere aus Eiern, die innerhalb von 6 Stunden gelegt worden waren, mit einem Zeitunterschied von 2—$2^1/_2$ Tagen aus, und zwar zuweilen aus nebeneinander liegenden Zellen.

Auf das »Ruhestadium« folgt das »Ausbildungsstadium«. Es beginnt nach Komarow (1929) durchschnittlich 12 Stunden nach dem Ausschlüpfen der Imago und dauert bis zum 6. Tage. In einzelnen Fällen kann es auch schon am 3. Tage beendet sein. Die morphologischen und histologischen Verhältnisse dieses Stadiums sprechen für eine schwache bis mittelstarke Secretionstätigkeit.

Vom 6. Tage ab befindet sich die Drüse in voller Funktion. Komarow (1929) bezeichnet diese Stufe als »Absonderungsstadium«. Nach Rösch (1925) ist es mit dem 10., nach Soudek (1927) und Komarow (1929) mit dem 20. bzw. 25. Tage beendet. Nach meinen bereits geschilderten Befunden kann die Rückbildung der Drüse und damit das Nachlassen ihrer Tätigkeit auf den verschiedensten Altersstufen einsetzen. Die jüngsten von mir untersuchten Tiere, deren Pharynxdrüsen wieder funktionslos waren, wiesen ein Alter von 18 Tagen auf. Andererseits zeigten selbst 48 Tage alte Arbeiterinnen aus normalen Stöcken zum Teil die Drüsen noch in voller Funktion (Tabelle 1, Nr. 14, Abb. 8).

Nach meinen Beobachtungen kann man die verschiedenen Entwicklungszustände der Pharynxdrüse nicht lediglich mit den verschiedenen Lebensaltern in Verbindung bringen. Es sind zunächst Trachtverhältnisse von großem Einfluß. In Haupttrachtzeiten erfolgt die Rückbildung schneller als in trachtarmer Zeit. Hierdurch lassen sich zum Teil auch die Unterschiede in den Ergebnissen der verschiedenen Untersucher erklären. Wie aus den von Rösch (1925) und Soudek (1927) angegebenen Daten hervorgeht, untersuchten sie anscheinend Tiere in guten Trachtzeiten, während meine Ergebnisse auch in trachtärmerer Zeit gewonnen wurden (vgl. Tabelle 1). Jedoch habe ich auch

in Haupttrachtzeiten, z. B. am 26. Mai und 15. Juni 1928, bei über 30 Tage alten Bienen vereinzelt die Drüsen noch in voller Tätigkeit gefunden. Ich führe das auf einen in der Hauptbrutzeit der Notwendigkeit entspringenden Reiz zur Tätigkeitserhaltung der Drüsen (»Brutreiz«) zurück und kann als Stütze für diese Annahme vorgreifend den auf S. 144—146 geschilderten Versuch I anführen. —Auch RÖSCH (1930) hat neuerdings bei über 30 Tage alten Bienen voll funktionierende Drüsen festgestellt.

Bei Winterbienen und überwinterten Bienen fand ich in den auf S. 136 näher geschilderten Feststellungen, daß bis 12,5% der Winterbienen bis zu einem Alter von über 240 Tagen ihre Pharynxdrüsen in voller Funktion, bis 57% in mittelstarker Tätigkeit erhalten können (Tabelle 1). Ein Vergleich der in einem sehr strengen Winter (1928/1929) erhaltenen Prozentzahlen mit denen während und nach einem normalen Winter (1929/1930) spricht für eine Beschleunigung der Drüsenrückbildung durch langandauernde Kälte.

2. Die verschiedenen funktionellen Aufgaben der Drüse.

Das Secret der Pharynxdrüse ist stark sauer. Der p_H-Wert beträgt ungefähr 4,8 (Tabelle 2). Bei Anwendung der gebräuchlichen Fixierungsmittel ist das Secret in den Vacuolen der Drüsenzellen und im Sammelkanal niedergeschlagen. Es zeigt auf den Schnitten eine feinkörnige homogene Beschaffenheit. Außer diesem Secret, dem Hauptprodukt der Drüse, sollen nach SOUDEK zuweilen auch Fetttröpfchen und strukturierte Einschlüsse im Plasma der Drüsen von überwinterten Bienen festzustellen sein. Die strukturierten Einschlüsse habe ich ebenfalls gefunden, Fetttröpfchen dagegen nicht.

Wie schon in der Literaturübersicht erwähnt wurde, kann als feststehend angenommen werden, daß die Pharynxdrüse den Futtersaft erzeugt. Für diese Anschauung spricht auch die Übereinstimmung der p_H-Werte der Drüsen mit den von ELSER (1929) angegebenen p_H-Werten des Futtersaftes. Ob allerdings die Pharynxdrüsen als alleinige Erzeuger in Frage kommen, oder ob nicht auch von den anderen Drüsen des Kopfes Bestandteile zum Futtersaft geliefert werden, ist noch ungewiß.

SCHÖNFELD (1887) vermutet, daß das Secret der Pharynxdrüse zur Einspeichelung des Pollens dient. Da LANGER (1909) nachgewiesen hat, daß im Futtersaft, im Honig und im verarbeiteten Pollen, dem Bienenbrot, ein Eiweiß enthalten ist, das aus den Kopfdrüsen junger Bienen, und zwar vermutlich aus den Pharynxdrüsen, stammt, hat die

Ansicht SCHÖNFELDS (1887) einiges für sich. Die Bedeutung der Polleneinspeichelung ist jedoch noch nicht eindeutig geklärt. Es handelt sich vermutlich entweder um eine Art Vorverdauung oder um eine Konservierung.

Schon LANGER (1912) hat der Pharynxdrüse auch die Erzeugung von Fermenten zugeschrieben. Meine Untersuchungen haben die Vermutung LANGERS bestätigen können. In den Extrakten der Pharynxdrüse lassen sich deutlich Invertase und Diastase nachweisen; Protease wird von ihnen nicht erzeugt. Ich konnte weder in den Extrakten herauspräparierter Drüsen noch ganzer Köpfe auf irgendeiner Altersstufe Protease feststellen. Selbst bei Zugabe von 2 ccm Kopfextrakt zu 1 ccm Caseinlösung war nach 24 Stunden das Casein noch nicht abgebaut. Wie stark dagegen die proteolytische Wirkung des Darmextrakts bei gleicher Verdünnung ist, ergibt sich daraus, daß 1 ccm Darmextrakt meist innerhalb $^1/_2$ Stunde 10 ccm Caseinlösung vollkommen abbaute (über die Konzentration der Extrakte und der benutzten Reagenzien siehe S. 124). EVENIUS (1926) glaubt im Kopfextrakt von Arbeitsbienen Protease festgestellt zu haben. Meine Ergebnisse stehen also im Gegensatz zu seinem Befund.

Da die Drohnen keine Pharynxdrüsen besitzen, konnten dementsprechend in den Extrakten von Drohnenköpfen keine Fermente nachgewiesen werden. Im Mitteldarm der Drohnen sind dagegen Invertase, Diastase und Protease in ungefähr der gleichen Stärke vorhanden wie bei Arbeiterinnen (Tabelle 3, Nr. 18a und b).

Der Invertase- und Diastasegehalt der Pharynxdrüsen ist wechselnd und hängt von dem Funktionszustand der Drüse ab. Da quantitative Messungen im Rahmen dieser Arbeit schon aus technischen Gründen nicht möglich waren, geschah die Abschätzung der Invertasewirkung in der von LOWARTZ (1920) und EVENIUS (1926) angegebenen Weise, entsprechend der ausgefallenen Menge von Kupferoxydul. In gleicher Art läßt sich die Stärke der Diastasewirkung nach der Anzahl der hinzuzufügenden Tropfen Stärkelösung beurteilen. Es empfiehlt sich, die Invertaseprüfung vor der Diastaseprüfung vorzunehmen, da aus der Stärke der Invertasewirkung sich meist Schlüsse auf diejenige der Diastase ziehen lassen. Ich unterscheide drei Stufen der Fermentwirkung: 1. eine schwache Fermentwirkung (+ vgl. Tabelle 3). Hierunter verstehe ich, daß bei der FEHLINGschen Probe 10—60 Minuten nach dem Zusetzen des Extraktes zu der Rohrzuckerlösung ein schwacher, aber deutlich erkennbarer Niederschlag von Kupferoxydul ausfiel, der nach dem Absetzen den Boden des Reagenzglases noch nicht vollständig be-

deckte. Bei der Diastaseprüfung wurde der erst nach 1 Stunde erfolgte Abbau von nur ein bis zwei Tropfen Stärkelösung als schwach bezeichnet. 2. Eine mittelstarke Fermentwirkung (++) lag vor, wenn 10 Minuten nach dem Zusetzen die FEHLINGsche Probe einen Niederschlag ergab, der nach dem Absetzen den ganzen Boden des Reagenzglases in einer Schicht von 0,5—1 mm Dicke bedeckte, und wenn drei bis fünf Tropfen Stärkelösung in spätestens 1 Stunde abgebaut wurden. 3. Stark (+++) nenne ich die Fermentwirkung, bei der die Schicht des ausgefallenen Kupferoxyduls 1—3 mm dick war und bei der sechs bis acht Tropfen Stärkelösung in 1 Stunde abgebaut wurden.

Der wechselnde Fermentgehalt der Pharynxdrüsen kann ebenso wie die morphologischen und histologischen Veränderungen als Maßstab für die Stärke der Drüsentätigkeit auf den verschiedenen Altersstufen genommen werden (vgl. Tabelle 3). Bei ausschlüpfenden sowie 1—2 Tage alten Arbeitsbienen waren noch keine Fermente nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 1—5). 2—3 Tage alte Bienen gaben nur eine schwache Fermentreaktion, wie gemäß dem Zustand ihrer Drüsen zu erwarten war (Tabelle 3, Nr. 6). Bei 8 Tage alten Bienen, deren Drüsen sämtlich dem Stadium I entsprachen und sich in voller Tätigkeit befanden, war die Fermentwirkung so stark, daß schon der Extrakt eines einzigen Drüsenpaares — an Stelle der sonst benutzten zehn Paare — genügte, um Invertase und Diastase nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 7a, b, c). Die Drüsen von 17 und 23 Tage alten Arbeiterinnen zeigten eine mittelstarke Fermentwirkung (Tabelle 3, Nr. 8, 9). Wie aus der Tabelle 1, Nr. 13 zu ersehen ist, waren in einem Fall bei 44—45 Tage alten Bienen die Drüsen zum Teil schon weit zurückgebildet und funktionslos. Die Fermentwirkung ihrer Extrakte war entsprechend schwach (Tabelle 3, Nr. 10). Dagegen zeigten die 4 Tage später untersuchten 48—49 Tage alten Arbeiterinnen, deren Drüsen zum Teil noch in voller Funktion waren, eine mittelstarke Fermentreaktion. Die Drüsen von Pollen- und Nektarsammlerinnen ergaben eine mittelstarke Fermentreaktion (Tabelle 3, Nr. 12, 13a und b). Tiere, die im Winter und Frühjahr untersucht wurden, wiesen je nach dem Zustand ihrer Drüsen einen schwachen bis mittelstarken Fermentgehalt auf (Tab. 3, Nr. 14—17). Die Resultate meiner Fermentuntersuchungen bestätigen demnach die auf Grund der morphologischen und histologischen Befunde gewonnenen Ergebnisse über die wechselnde Stärke der Drüsentätigkeit während des Lebensablaufs der Biene.

Neuerdings hat PHILLIPS (1927) die Ansicht vertreten, daß die Bienen überhaupt keine Diastase erzeugen könnten. Er hat Bienen mit

Stärkelösung gefüttert und festgestellt, daß diese Tiere in der gleichen Zeit starben, wie solche, denen er nur Wasser reichte. Daraus folgert er, daß Stärke für Bienen keinen Nährwert habe. Phillips (1924 und 1927) hat ferner untersucht, ob ein Abbau von Stärke im Darmkanal stattfindet, und kommt zu einem negativen Ergebnis. Die Diastase des Honigs ist nach Phillips pflanzlichen Ursprungs, während die Diastasereaktion des Darms auf Anwesenheit dieses Ferments in der Darmwand beruhen soll. Diese Ansicht verliert an Wahrscheinlichkeit angesichts der Tatsache, daß jedenfalls der Diastasegehalt der Pharynxdrüse von ihrem Ausbildungsgrad abhängt. Nach Gothe (1914) ist die Diastase des Honigs sowohl pflanzlichen wie tierischen Ursprungs. Aber die tierische Diastase ist nach ihm bedeutend stärker als die pflanzliche.

Axenfeld (1903) und Evenius (1926) haben bei ihren Untersuchungen über die Fermente des Darmkanals gefunden, daß der Invertasegehalt im Darm analwärts abnimmt. Evenius (1926) wirft daher die Frage auf, woher die Invertase des Mitteldarms stammt, und ist geneigt, die Kopfdrüsen als die alleinigen Erzeuger anzusehen. Pawlowsky und Sarin (1922) haben die Frage, ob der Mitteldarm Invertase erzeuge, dadurch zu lösen versucht, daß sie eine Anzahl Mitteldärme von ihrem Inhalt möglichst befreiten. Sie haben festgestellt, daß auch in den Extrakten von Mitteldarmwänden Invertase vorhanden ist. Nun ist es, wie Evenius (1926) hervorhebt, schwierig, den Darminhalt vollständig zu entfernen; es kann aber schon die Anwesenheit von geringen Mengen Darminhalts zu Fehlergebnissen führen.

Meine Untersuchungen haben die Ergebnisse von Pawlowsky und Sarin (1922) bestätigen können. Die Extrakte von Mitteldärmen ausschlüpfender oder kurz vor dem Schlüpfen stehender Bienen weisen Invertase, Diastase und Protease auf, obgleich die Pharynxdrüsen noch keine Fermente enthalten (Tabelle 3, Nr. 1—3). Wie später noch erörtert werden soll, treten bei Bienen, die nach dem Schlüpfen nur mit Zuckerwasser gefüttert werden, die Pharynxdrüsen nicht in Tätigkeit und erzeugen keine Fermente. Jedoch auch in den Mitteldärmen solcher Tiere läßt sich Invertase, Diastase und Protease nachweisen (Tabelle 3, Nr. 22 und 25). Auch Königinnen und Drohnen, die ja keine Pharynxdrüsen besitzen, zeigen alle drei Fermente in ihrem Mitteldarmextrakt (Tabelle 3, Nr. 18 und 19). Außer den Pharynxdrüsen kommt also auch der Darm als Fermenterzeuger in Frage.

Die Angaben Koehlers (1922), daß im Futtersaft keine Fermente vorkommen, scheinen auf einem Irrtum zu beruhen. Langer (1928) stellte im Futtersaft Invertase und Diastase fest. Meine eigenen Ver-

suche, die Frage des Vorhandenseins von Fermenten im Futtersaft aufzuklären, konnten im Rahmen dieser Arbeit nicht zu völlig eindeutigen Ergebnissen geführt werden. Es unterliegt jedoch kaum mehr einem Zweifel, daß der Futtersaft zumindest in wesentlichen Bestandteilen von der Pharynxdrüse geliefert wird. Meine Feststellung von Invertase und Diastase im Extrakt tätiger Pharynxdrüsen gibt auch der Ansicht LANGERS (1928), daß der Futtersaft diese beiden Fermente enthält, die größere Wahrscheinlichkeit.

Vom 4.—10. Tage sind nach RÖSCH (1925) die Bienen mit der Brutpflege beschäftigt. In der ersten Lebenszeit, vom 4.—6. Tage, versorgen sie die älteren Larven mit Honig und Pollen, dem Futtersaft nur in geringer Menge beigemischt ist. Vom 7.—10. Tage füttern die Bienen die jüngeren Larven, denen ausschließlich Futtersaft gereicht wird. Hiermit erklärt es sich, daß bei dieser Altersstufe die Pharynxdrüsen auf dem Höhepunkt ihrer Leistungsfähigkeit stehen. Die von RÖSCH (1925) angegebenen Daten gelten jedoch vermutlich nur für Haupttrachtzeiten. Während der Spättracht und der Einwinterungsfütterung im September habe ich auch 17 und 23 Tage alte Bienen bei der Brutpflege und mit Pharynxdrüsen im Stadium I beobachten können. Die Tätigkeit des Futterabnehmens und im Zusammenhang damit wohl auch die der Honigbereitung, wird nach RÖSCH (1925) von Bienen ausgeübt, welche die Brutpflegeperiode hinter sich haben. Daher wird es erklärlich, daß nach Beendigung der Brutpflege die Drüsen noch nicht zurückgebildet werden, wie man früher anzunehmen geneigt war. Über die Tätigkeit der Polleneinspeichelung liegen noch keine eingehenden Untersuchungen vor. Ob mit dem Funktionswechsel der Drüse eine Änderung in der Beschaffenheit des Secrets eintritt, läßt sich schwer entscheiden. Ich glaube aber nicht, daß dies der Fall ist, da sich weder eine Unterbrechung noch eine Verschiedenheit der Secretionstätigkeit — außer in ihrem Grade — feststellen läßt. Das sich stets gleichbleibende Aussehen des Secrets auf den Drüsenschnitten sowie die nur in geringen Grenzen schwankende Wasserstoffionenkonzentration (vgl. Tabelle 2) auf den verschiedenen Altersstufen sprechen gleichfalls dafür, daß mit der veränderten Verwendung des Secrets kein Wechsel in seiner Beschaffenheit eintritt.

Für die Identität der von den Pharynxdrüsen zum Futtersaft wie zur Honigbereitung gelieferten Grundstoffe spricht ferner die Feststellung LANGERS (1909), daß im Futtersaft und im Honig gleiche Eiweißstoffe enthalten sind. Sehr wahrscheinlich ist also die Pharynxdrüse auch als Lieferantin der stickstoffhaltigen

Bestandteile des Honigs, die als Produkte des Bienenkörpers dem pflanzlichen Nektar zugefügt werden, in Anspruch zu nehmen.

d) Physiologie der Drüse unter veränderten Verhältnissen.

1. Unter Einfluß veränderter Stockverhältnisse.

Um Aufschluß darüber zu erhalten, wie lange die Pharynxdrüsen in Tätigkeit bleiben können, wurde folgender Versuch angesetzt: Ein kleines Völkchen reinrassiger Krainer Bienen mit begatteter Königin wurde auf zwei Breitwaben (FREUDENSTEIN-Maß), die nur Honig und Pollen enthielten, in einen Beobachtungsstock gesetzt. Ungefähr 3 Tage vor dem Ausschlüpfen der jungen Bienen wurden dem Völkchen jedesmal die gedeckelten Brutwaben genommen und durch brutleere Waben ersetzt. Während der ganzen Dauer des Versuchs wurde darauf gesehen, daß immer genügend Pollen und Honig zur Verfügung stand. Um ein Zufliegen fremder Bienen, durch die das Ergebnis des Versuches hätte beeinflußt werden können, möglichst zu vermeiden, war das Völkchen 50 m von dem Lehrbienenstand der Anstalt entfernt aufgestellt worden. Aus früheren Beobachtungen an gezeichneten Individuen war mir bekannt, daß Bienen sich stark verfliegen, besonders die jungen Bienen, wie das neuerdings auch von OTTO (1928), BORCHERT (1928) und RAUSCHMAYER (1928) festgestellt worden ist. Diese Möglichkeit des Verfliegens war durch die Art der Aufstellung weitgehend eingeschränkt. Auch habe ich während der Dauer des Versuches nur reinrassige Krainer Bienen beobachten können. Die übrigen Völker des Lehrbienenstandes bestanden zumeist aus Bienen deutscher und italienischer Rasse, und nur bei Abbruch des Versuches wurden zwei italienische Bienen im Versuchsvolk festgestellt. Ein Zufliegen fremder Bienen kann also das Versuchsergebnis nicht wesentlich beeinflußt haben. Ich lasse das Protokoll des Versuches folgen.

Versuch Nr. I.

2\. VII. 1929. Beginn des Versuches.

17\. VII. Das Völkchen zeigt auf allen Waben gedeckelte Brut.

18\. VII. Die gedeckelten Brutwaben durch Honig-Pollenwaben ersetzt.

30\. VII. Es ist wieder gedeckelte Brut vorhanden. Von zehn untersuchten Tieren zeigen sechs die Drüsen in voller (Stadium I), vier in mittelstarker Tätigkeit (Stadium II).

4\. VIII. Die Brutwaben durch Honig-Pollenwaben ersetzt. Der Brutstand ist regelmäßig. Allerdings ist das Brutnest im Vergleich mit dem eines normalen Volkes nicht groß. Es zeigt gedeckelte und offene Brut. Da die Arbeiterinnen das Brutnest etwas eingeschränkt haben, ist die Eiablage nicht mehr ganz regelmäßig. In einzelnen Zellen befinden sich bis zu sechs Eiern.

14. VIII. Das Völkchen zeigt nur auf einer Wabe wenig Brut, auf der anderen keine. Es ist schwächer geworden, aber es kann die beiden Waben noch belagern. Von zehn untersuchten Tieren zeigen sechs die Drüsen im Stadium I, drei im Stadium II, eins im Stadium III.

21. VIII. Die gedeckelte Brut zum dritten Male beseitigt. Nur auf einer Wabe finden sich gedeckelte Zellen. Sie nehmen eine Flache von 50 qcm auf beiden Seiten der Wabe ein. Rundherum sind Larven aller Altersstufen sowie

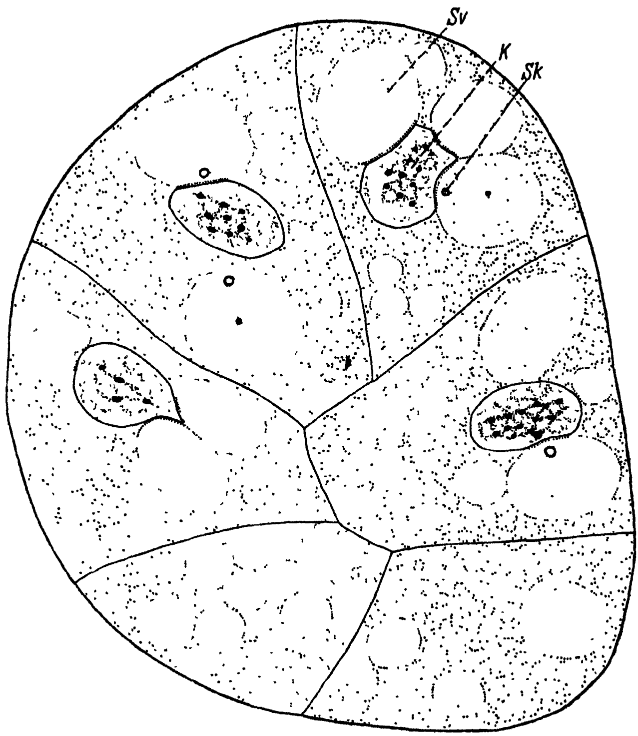


Abb. 9. Pharynxdrusenlobus einer uber 58 Tage alten Arbeitsbiene aus dem auf S. 144 geschilderten Versuch I. Das Schnittbild entspricht dem Stadium II. Vergr. 560fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen, *Sv* Secretvacuole.

Eier vorhanden. Bei den altesten Puppen sind die Augen leicht gebräunt. Unterschiede gegenuber Brutstadien aus normalen Stöcken lassen sich nicht feststellen.

29. VIII. Nur sehr wenig ungedeckelte Brut vorhanden. Zehn Bienen zur Fermentuntersuchung und zwei zur Fixierung entnommen. Es zeigen sechs Tiere die Drüsen im Stadium I, zwei im Stadium II und zwei im Stadium III. Die Fermentwirkung ist stark (Tabelle 3, Nr. 20a). Die Drüsen sind also zum großten Teil noch in starker Tätigkeit (Abb. 9).

7. IX. Zum vierten Male die Brutwaben ausgewechselt. Es ist bedeutend mehr Brut vorhanden als am 21. VIII. Die gedeckelten Zellen nehmen eine

Fläche von ungefähr 120 qcm ein. Drei Tiere zeigen Drüsen vom Stadium I, fünf vom Stadium II, zwei vom Stadium III. Die Extrakte der Drusen von zehn Tieren geben eine mittelstarke Fermentreaktion (Tabelle 3, Nr. 20b).

18. IX. Der Versuch wird wegen der vorgeschrittenen Jahreszeit abgebrochen, und die Tiere werden mit einem anderen Volk zur Einwinterung vereinigt. Auf beiden Waben findet sich beidseitig sowohl gedeckelte wie offene Brut. Funf Tiere besitzen Drusen im Stadium II, drei im Stadium III und zwei im Stadium IV. Die Extrakte von zehn Drusenpaaren zeigen eine schwache Fermentwirkung (Tabelle 3, Nr. 20c).

Bei Abbruch dieses Versuches sind die Bienen über 78 Tage alt, zum Teil bedeutend älter, da beim Ansetzen des Versuches die Tiere ja willkürlich einem Stock entnommen worden sind und es sich somit nicht um eben ausgeschlüpfte gehandelt hat. Sie sind bis zu diesem hohen Alter in der Lage gewesen, Futtersaft zu erzeugen und Brut großzuziehen. Unter besonderen Voraussetzungen können die Bienen also weit über die normale Zeit hinaus (über mehr als 78 Tage oder vielleicht sogar lebenslänglich) ihre Pharynxdrüsen in Funktion erhalten. – Günstige Bedingungen lagen für die Tiere insofern vor, als ihnen stets reichlich Honig und Pollen zur Verfügung standen und sie sich deshalb nicht mit Einsammeln abzugeben brauchten.

Neuerdings hat auch Himmer (1930) die Arbeitsteilung im Bienenstaat untersucht und den gleichen Versuch angestellt. Er bildete aus jungen Bienen, die innerhalb von 7 Tagen geschlüpft waren, ein kleines Völkchen mit begatteter Königin. Die gedeckelten Brutwaben wurden gleichfalls immer vor dem Ausschlüpfen der Bienen durch leere Waben ersetzt. Himmer hat bei seinem Versuch über 40 Tage alte Bienen, die normalerweise keine Brut mehr pflegen, sondern meist als Sammelbienen tätig sind, noch bei der Brutpflege beobachten können. Er läßt die Möglichkeit offen, daß diese Tätigkeit noch länger hätte ausgeübt werden können, da bei seinem Versuch nicht entschieden werden konnte, ob das Einstellen der Brutpflege durch das hohe Alter der Individuen oder die weit vorgeschrittene Jahreszeit bedingt war. Er meint sogar, man könne bei den gegebenen Versuchsbedingungen nahezu von einer lebenslänglichen Funktion sprechen. Seine Beobachtungen stimmen mit meinen Ergebnissen überein.

Götze (1926) hat einen in gewissem Sinne ähnlichen Versuch angestellt. Er hat ein Bienenvolk entweiselt und zur Zucht von Nachschaffungsköniginnen gezwungen. Ohne daß das Volk durch junge Bienen verstärkt wurde, hat es sechsmal Weiselzellen ansetzen können. Die Zahl der in Pflege genommenen Larven nahm in den aufeinander folgenden Zuchtreihen stark ab, ebenso die Qualität der gezogenen

Königinnen, so daß sich bei der sechsten Versuchsreihe in den angesetzten Weiselzellen nur zwei verkümmerte Arbeiterinnen entwickelten. Dies Ergebnis steht also zu dem meinen in einem gewissen Gegensatz. Es ist aber zu bedenken, daß die beiden Versuche sich nicht ohne weiteres vergleichen lassen. Denn zur Aufzucht einer Königin wird bedeutend mehr Futtersaft verbraucht als zu der einer Arbeiterin. Außerdem können Abweichungen der Untersuchungsergebnisse leicht ihre Erklärung finden in Unterschieden der Voraussetzungen, wie Stärke des Volkes und Tracht- und Witterungsverhältnissen. Überhaupt lassen sich, wie später des weiteren gezeigt werden wird, aus Einzelversuchen nur sehr bedingt allgemeinere Folgerungen ziehen. Götze (1926 und 1930) kommt zu der Auffassung, daß über 4 Wochen alte Bienen keine vollwertige Königin mehr großziehen können. Auch Rösch (1930) vertritt die Ansicht, daß »abnorm alte« Bienen keinen Futtersaft mehr erzeugen können. Demgegenüber steht die Tatsache, daß 48 Tage alte Arbeiterinnen aus normalen Stöcken die Pharynxdrüsen noch in voller Funktion aufweisen können. Unter Berücksichtigung der Ergebnisse von Götze (1926 und 1930) und Himmer (1930) wird sich auf Grund der meinigen sagen lassen, daß eine Arbeiterin normaliter zwar nicht zeitlebens beliebige Mengen von Futtersaft erzeugt oder erzeugen kann, daß aber andererseits die Ansicht, die Erzeugung von Futtersaft höre bei alten Bienen unter allen Umständen auf, sich nicht mehr vertreten läßt.

2. Unter Einfluß veränderter Nahrungsverhältnisse.

Seit den Untersuchungen von Soudek (1927) wissen wir, daß die Pharynxdrüsen nur bei pollenhaltiger Nahrung in Tätigkeit treten können. Um diese Feststellungen nachzuprüfen und gleichzeitig damit die Frage zu klären, wie sich das Fehlen des Pollens in der Nahrung auf die Fermenterzeugung der Drüsen auswirkt, setzte ich folgende Versuche an:

Versuchsreihe II.

Aus Jungbienen, die im Brutschrank schlüpften, wurden sieben weisellose Völkchen von je 150—200 Individuen gebildet und in der auf S. 123 beschriebenen Weise in Glasern, die mit Leinwand zugebunden waren, gehalten. Sie wurden verschieden lange mit einer Lösung gewöhnlichen Handelszuckers bzw. reinen Rohrzuckers gefüttert. Zu einer Fermentuntersuchung wurden wieder je zehn Tiere verwandt.

Völkchen 1. Angesetzt am 22. VIII. 1929. — 6 Tage Zuckerwasserfütterung. Die Drüsen eines Tieres wurden histologisch untersucht. In den Drüsenzellen waren keine Secretvacuolen vorhanden. Jedoch wurde im Sam-

melkanal Secret gefunden. Die Fermentuntersuchung der Drusen von zehn Tieren ergab, daß weder Invertase, Diastase noch Protease vorhanden waren (Tabelle 3, Nr. 21).

Völkchen 2. Angesetzt am 15. VIII. 1929. — 9 Tage Zuckerwasserfütterung. Schnittserienuntersuchung der Drüsen von zwei Tieren erwies bei dem einen Individuum viel, bei dem anderen wenig Secret im Sammelkanal. Auch die an dem gefullten Sammelkanal gelegenen Drusenloben zeigten keine Secretvacuolen in den Zellen (Abb. 10a). In den Drusenextrakten von zehn Tieren waren keine Fermente nachzuweisen. Dagegen ergab eine Untersuchung des Mitteldarmextrakts die Anwesenheit von Invertase, Diastase und Protease (Tabelle 3, Nr. 22a).

Völkchen 3. Angesetzt am 15. VIII. 1929. — 9 Tage Rohrzuckerfütterung. Zustand der Drüsen und Ergebnis der Fermentuntersuchung waren die gleichen wie im vorigen Versuch (Tabelle 3, Nr. 22b).

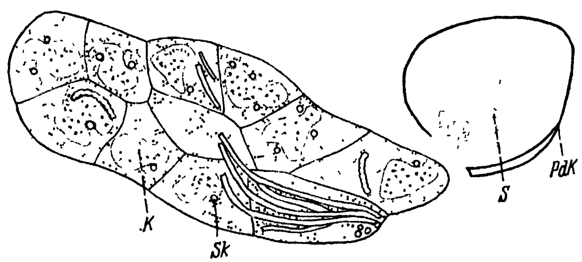


Abb. 10a. Pharynxdrusenlobus einer 9 Tage alten Arbeitsbiene, die nach dem Schlüpfen nur mit Zuckerwasser gefuttert wurde. Drusenzellen ohne Secretvacuolen. Etwas Secret im Sammelkanal Das Schnittbild entspricht ungefahr dem Stadium IV Vergr. 560fach. *K* Kern *PdK* Pharynxdrusenkanal, *S* Secret, *Sk* Secretkanalchen.

Völkchen 4. Angesetzt am 16. VIII. 1930. — 16 Tage Rohrzuckerfutterung. Die Schnittpraparate zeigten etwas weniger Secret im Sammelkanal als im Versuch 1 und 2. Fermente waren in den Drusen nicht nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 23).

Völkchen 5. Angesetzt am 26. VII. 1929. — 20 Tage Zuckerwasserfütterung. Die Drusen waren nicht in Tatigkeit getreten und enthielten keine Fermente (Tabelle 3, Nr. 24).

Völkchen 6. Angesetzt am 23. VII. 1929. — 23 Tage Zuckerwasserfütterung. Die Drusen zweier Tiere wurden histologisch untersucht. Es waren nur Spuren von Secret im Sammelkanal zu finden. Die Drüsenzellen zeigten auch hier keine Anzeichen von Tatigkeit. Die Große der Loben lag wie in allen vorherigen Versuchen unter der von ausschlupfenden Bienen (Stadium IV). Fermente waren in den Drusenextrakten nicht nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 25).

Völkchen 7. Angesetzt am 26. VII. 1929. — 26 Tage Rohrzuckerfütterung. Es sind in den Drüsen keine Fermente vorhanden (Tabelle 3, Nr. 26).

Völkchen 8—11. Diese vier weiteren Völkchen, die in der gleichen Weise wie die Völkchen 1—7 gebildet wurden, waren in kleinen Kasten untergebracht, in die ich ein Stück Mittelwand eingehängt hatte. Zwei dieser Völkchen wurden mit Zuckerwasser, zwei mit Rohrzuckerlösung gefüttert. Die

Untersuchung der Drüsen nach 10 bzw. 16 Tagen (am 10. und 16. IX. 1930) ergab, daß auch hier die Drüsen nicht in Tätigkeit getreten waren und keine Fermente enthielten. Die beiden mit Zuckerwasser gefütterten Völkchen bauten die ihnen eingehangte Mittelwand zur Hälfte aus und trugen in die Zellen das verfütterte Zuckerwasser ein. In dem verarbeiteten Zuckerwasser waren weder Invertase noch Diastase nachzuweisen.

Aus dieser Versuchsreihe ergibt sich 1. die Bestätigung der Ergebnisse SOUDEKS (1927), daß bei pollenfreier Ernährung von Jungbienen an Stelle der normalen Größenzunahme und Vacuolisierung eine Größenabnahme der Pharynxdrüsenzellen erfolgt. 2. zeigt sich an dem Fehlen von Fermenten, daß diese morphologischen und histologischen Kennzeichen mit Recht als Kriterien für die Funktionsunfähigkeit der Drüsen bei Pollenenthaltung angeführt werden. 3. Der Mangel an Fermenten in dem von zwei Völkchen aufgespeicherten Zuckerfütterungshonig liefert einen neuen Hinweis darauf, daß die im normalen Honig enthaltene Diastase und Invertase aus den Pharynxdrüsen stammt. 4. Die Feststellungen von Invertase, Diastase und Protease im Mitteldarmextrakt von Tieren, deren Kopfdrüsen keine Fermente erzeugen, gibt eine weitere Stütze für die Feststellung auf S. 142, daß der Mitteldarm zur Erzeugung von Fermenten nicht auf Drüsen angewiesen ist.

SOUDEK (1927) ist der Meinung, daß der Eiweißgehalt des Pollens die Entwicklung der Pharynxdrüsen bedingt. Nach LANGER (1928) könnten außerdem auch Vitamine in Frage kommen.

In Fütterungsversuchen haben PARKER (1926) und SOUDEK (1927) die Frage untersucht, ob Bienen Brut pflegen bzw. ihre Pharynxdrüsen zur Funktion bringen können, wenn ihnen statt des Pollens Ersatzstoffe gereicht werden. Die in der Imkerei auch heute noch vielfach empfohlenen Pollenersatzmittel (Weizenkleie, Mehl usw.) konnten keine Tätigkeit der Drüsen hervorrufen. Auch beim Verfüttern von Stärke, Casein, Albumin treten nach SOUDEK (1927) die Drüsen nicht in Funktion. Ich habe ähnliche Fütterungsversuche mit Weizen- und Roggenmehl, Stärke und Casein angestellt:

Versuchsreihe III.

Angesetzt am 21. VIII. 1930.

Sämtliche acht Völkchen dieser Reihe wurden aus frisch geschlüpften Bienen (je 50—200 Individuen) gebildet. Eine Königin wurde nicht zugegeben. Bei jeder Fütterungsart wurden zwei Versuche angesetzt. Dem einen Völkchen wurde eine wässerige Lösung bzw. Aufschwemmung des betreffenden

Nahrungsstoffes gereicht. Dem anderen Volkchen wurden die Pollenersatzmittel mit Zuckerwasser vermischt dargeboten.

Die nur mit wasserigen Aufschwemmungen gefutterten Tiere starben spätestens nach 3 Tagen. Es ließ sich bei den entnommenen Bienen nie der Beginn einer Drüsentätigkeit feststellen. Auch Fermente waren in den Drüsen nicht nachzuweisen.

Die Versuchsvölkchen, denen die Pollenersatzstoffe mit Zuckerwasser vermischt dargereicht wurden, lebten fast ebenso lange wie solche Völkchen, die nur mit Zuckerwasser gefüttert wurden. Die histologische Untersuchung der Drüsen dieser Tiere ergab, daß in keinem Fall die Drüsen in Funktion getreten waren. Auch Fermente ließen sich bei den Tieren, die mit einem Gemisch von Zuckerwasser und Weizenmehl, Roggenmehl oder Stärke gefuttert wurden, in den Drusen nicht nachweisen (Tabelle 3, Nr. 27a, b, c). Bei den mit Zuckerwasser und Caseinlosung gefütterten Tieren zeigten die Drusenextrakte eine schwache Invertasewirkung, Diastase war dagegen nicht nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 28a, b, c).

Auch meine Versuche ergaben also, daß Weizenmehl, Roggenmehl, Stärke und Casein als Ersatzstoffe für den Pollen nicht geeignet sind. Man darf hieraus allerdings nicht schließen, daß sich überhaupt keine vollwertigen Ersatzstoffe für den Pollen finden lassen werden. Die Anwesenheit von Invertase in den Drüsen solcher Tiere, die nur mit Caseinlösung und Zuckerwasser gefüttert wurden, macht es wahrscheinlich, daß bei geeigneter Zusammensetzung der Nahrungsstoffe die Drüsen voll in Tätigkeit treten können. Nach einem auf der *Apis*-Club-Tagung 1929 gehaltenen Vortrag konnte Soudek durch Verfütterung von zerriebenem Hühnereiweiß und pulverisierter Bierhefe eine Größenzunahme der Pharynxdrüsenloben erzielen. Neuerdings gelang es auch Götze (1930), durch Verfüttern von Hühnereiweiß die Bruttätigkeit wieder in Gang zu bringen. Seine Untersuchungen hierüber sind noch nicht abgeschlossen. Es bleibt jedoch die Frage offen, ob eines dieser Pollenersatzmittel für die Bienenzucht praktische Bedeutung gewinnen kann.

In einer anderen Versuchsreihe (IV) sollte die Frage geklärt werden, ob die Tiere, nachdem sie längere Zeit nur mit Zuckerwasser gefüttert waren, durch Zugabe von Pollen zur Nahrung ihre Pharynxdrüsen noch zur Tätigkeit bringen könnten. Alle Völkchen dieser Reihe wurden aus ausschlüpfenden Bienen gebildet. Die Völkchen 2b und 3a besaßen eine Königin.

Versuchsreihe IV.

Volkchen 1a. Beginn des Versuchs 21. VII. 1930. Die Tiere wurden nach dem Schlüpfen 4 Tage lang nur mit Zuckerwasser, dann 6 Tage lang mit Zuckerwasser und Pollen gefuttert. Bei sechs Tieren erwiesen sich am 10. Tage die Drüsen als stark (Stadium I), bei vier Tieren als mittelstark in Tatigkeit (Stadium II).

Völkchen 1b. Beginn des Versuchs 21. VIII. 1930. Dies Völkchen wurde 5 Tage lang nur mit Zuckerwasser und dann 6 Tage lang mit Zuckerwasser und Pollen gefuttert. Am 11. Tage zeigten sechs Bienen volltätige (Stadium I), drei Bienen mittelstark tatige (Stadium II), zwei Bienen schwach tatige Drüsen (Stadium III). Die Fermentwirkung der Drüsen von zehn Tieren war stark (Tabelle 3, Nr. 29a).

Völkchen 1c. Dies Völkchen, das zur gleichen Zeit und unter denselben Bedingungen wie 1b gehalten wurde, wies bei vier Tieren die Drüsen in starker (Stadium I), bei drei Bienen in mittelstarker (Stadium II), bei zwei Bienen in schwacher (Stadium III) und bei drei Bienen überhaupt nicht in Tatigkeit auf (Stadium IV). Der Extrakt dieser Drüsen zeigte eine mittelstarke Fermentwirkung (Tabelle 3, Nr. 29b).

Volkchen 2a. Beginn des Versuchs 17. VIII. 1930. Nach 9tagiger Zuckerwasserfutterung wurde 8 Tage lang mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert. Bei zwei Tieren waren die Drusen mittelstark (Stadium II), bei drei Tieren schwach (Stadium III) und bei sechs Tieren gar nicht in Tätigkeit (Stadium IV).

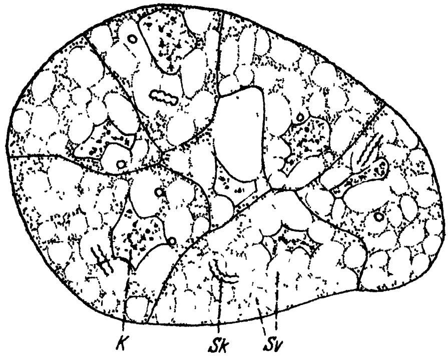
Völkchen 2b. Beginn des Versuchs 17. VIII. 1930. Nach 11tagiger Zuckerwasserfutterung wurde 5 Tage lang mit Zuckerwasser und Pollen gefuttert. Funf Bienen zeigten die Drusen in schwacher Tatigkeit (Stadium III). Die Loben waren nicht großer als die von ausschlüpfenden Tieren. Schnitte durch diese Loben zeigten die Drüsenzellen vollkommen mit Secretvacuolen erfullt (Abb. 10b und c). Die ubrigen sechs untersuchten Bienen zeigten Drüsen vom Stadium IV. Die Fermentuntersuchung von zehn Drusenpaaren ergab eine schwache Invertasewirkung, Diastase war in den Extrakten nicht vorhanden. Selbst bei Zugabe von nur einem Tropfen Starkelosung zu der üblichen Menge Extrakt war nach 3 Stunden die Starke noch nicht abgebaut (Tabelle 3, Nr. 30a). Nach 10tagiger Pollenfutterung besaßen sechs Tiere Drüsen vom Stadium III, vier vom Stadium IV. Bei der Fermentuntersuchung zeigte sich das gleiche Ergebnis (Tabelle 3, Nr. 30b).

Volkchen 2c. Die Bienen wurden zur gleichen Zeit und unter den gleichen Bedingungen (jedoch ohne Konigin) gehalten wie in Versuch 2b. Die Größe der Drüsenloben lag außer bei zwei Tieren unter der von ausschlupfenden Bienen. Die Extrakte der Drusen von zehn Tieren zeigten nach 5tagiger Pollenfutterung eine schwache Invertasewirkung, Diastase war dagegen nicht vorhanden (Tabelle 3, Nr. 30c). Nach 10tägiger Pollenfutterung ergab der Extrakt von zehn Köpfen gleichfalls eine schwache Invertase-, dagegen keine Diastasereaktion (Tabelle 3, Nr. 30d).

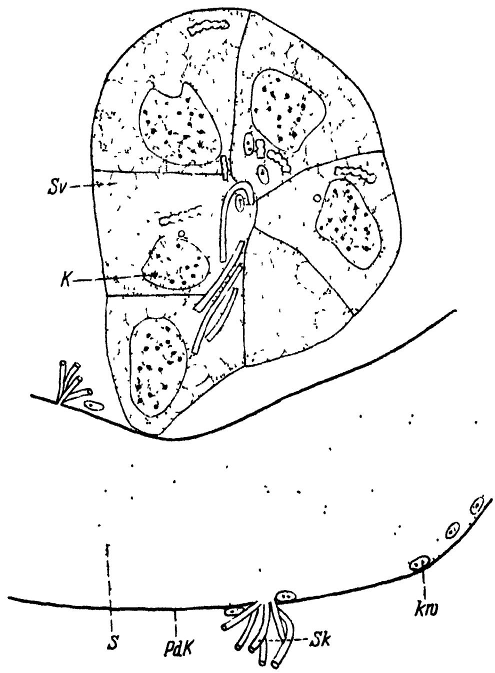
Völkchen 3a. Beginn des Versuchs 11. VIII. 1930. Nach 20tägiger Zuckerwasserfutterung wurden die Tiere 9 Tage lang mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert. Die Drüsen zeigten sich bei 15 Tieren nicht in Tätigkeit. In den Extrakten von 15 Drüsenpaaren waren weder Invertase noch Diastase vorhanden. Nach 15tägiger Pollenfutterung zeigte sich das gleiche Ergebnis (Tabelle 3, Nr. 31a und b).

Völkchen 3b. Das Völkchen wurde unter den gleichen Bedingungen (jedoch ohne Königin) und zur gleichen Zeit wie 3a gehalten. Nach 9- bzw. 15tagiger Pollenfütterung waren in den Extrakten von je 15 Köpfen keine Fermente nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 32a und b).

Es zeigt sich als Ergebnis dieser Versuchsreihe, daß ausschlüpfende Bienen bei alleiniger Zuckerwasserfütterung nur kurze Zeit (höchstens 10 Tage) die Fähigkeit behalten,



b



c

Abb. 10b und c. Pharynxdrüsenloben von 16 Tage alten Arbeitsbienen, die 11 Tage mit Zuckerwasser und dann mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert wurden. Drüsen in schwacher Tätigkeit. Das Schnittbild entspricht ungefähr dem Stadium III mit hochgradiger Vacuolisierung. Vergr. 560fach. *K* Kern, *PdK* Pharynxdrüsenkanal, *S* Secret, *Sk* Secretkanälchen, *Sv* Secretvacuole, *kw* Kernchen der Wandzellen des Ausführkanals, hier durch die Schnittführung verschoben.

bei nachfolgender Pollenfütterung die Pharynxdrüsen noch zur Funktion zu bringen.

Diese Feststellungen lassen sich in Einklang bringen mit Ergebnissen von Rösch (1930), der die Frage untersucht hat, wie die Tiere sich in die normale Arbeitskette eines Stockes einfügen, nachdem sie vorher in Gefangenschaft gehalten worden waren. Nach 4—10tägiger Gefangenschaft gliedern sich die Tiere meist noch in die normale Arbeitskette ein. Sind die Bienen dagegen nach dem Ausschlüpfen über 10 Tage in Gefangenschaft gehalten, so ist dies nicht mehr der Fall. Sie fliehen entweder selbst aus dem Stock, oder sie werden von den Stockbienen angegriffen und hinausgeschleppt. Rösch (1930) vermutet, daß die Tiere durch die lange Gefangenschaft eine schwere körperliche Schädigung erlitten haben. Auch bei meinen Versuchen wurden die nach bis 10tägiger Gefangenschaft dem Stock zugesetzten Bienen entweder getötet oder hinausgeschleppt, obwohl die Vorsichtsmaßregel angewandt worden war, daß ich die betreffenden Tiere zuvor mit Zuckerwasser besprengt hatte. Ich habe meist schon 2—3 Stunden nach dem Zusetzen kein einziges dieser Tiere mehr beobachten können. Deshalb habe ich später auf die Methode des Zusetzens verzichtet und den kleinen Versuchsvölkchen Pollenwaben eingehängt sowie dem verfütterten Zuckerwasser Pollen beigemischt.

Es darf allerdings an dieser Stelle nicht unerwähnt bleiben, daß die Fütterungsversuche zuweilen etwas voneinander abweichende Ergebnisse zeigten. Das geht besonders deutlich aus den bei der folgenden Versuchsreihe (V) festgestellten Schwankungen hervor. Die Völkchen dieser Reihe wurden vom Ausschlüpfen der Bienen an sämtlich mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert. Die Versuche V 1 und 2 wurden Ende August 1929, V 3 und 4 Ende August 1930 angesetzt.

Versuchsreihe V.

Volkchen 1. Nach 8 Tagen zeigten von zehn untersuchten Tieren acht die Drusen in voller Tatigkeit (Stadium I), zwei in mittelstarker (Stadium II).

Völkchen 2. Nach 9 Tagen wiesen samtliche zehn untersuchten Tiere volltätige Drüsen auf (Stadium I). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war stark (Tabelle 3, Nr. 33a).

Völkchen 3. Nach 10 Tagen zeigten sieben Bienen die Drüsen in starker Tatigkeit (Stadium I), drei in mittelstarker (Stadium II), zwei in schwacher Tätigkeit (Stadium III). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war stark (Tabelle 3, Nr. 33b).

Völkchen 4. Nach 8 Tagen waren bei drei Bienen die Drüsen mittelstark in Tatigkeit (Stadium II), bei sieben Bienen schwach (Stadium III), bei zwei Bienen gar nicht in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war schwach (Tabelle 3, Nr. 33c).

Obwohl das Versuchsvölkchen 4 unter den gleichen Bedingungen gehalten wurde wie 1, 2 und 3, zeigten die Bienen nach 8tägiger Pollenernährung die Drüsen nur mittelstark und schwach, zum geringeren Teil gar nicht in Tätigkeit. Da also unter anscheinend gleichen Versuchsbedingungen sich zuweilen recht abweichende Ergebnisse zeigen, werden sich endgültige Resultate wohl nur durch ganze Versuchsserien ermitteln lassen.

Eine vor allem auch für die Praxis bedeutungsvolle Frage ist die, ob Bienen, deren Pharynxdrüsen einmal zurückgebildet sind, diese Drüsen von neuem zur Tätigkeit bringen können. Die Angaben aus früherer Zeit (Schönfeld 1887 und Kramer 1896), daß alte Bienen, die längere Zeit keine Brut gepflegt haben, wieder Futtersaft bereiten, besitzen, wie schon Rösch (1930) betont, keine Beweiskraft, da die ihnen zugrundeliegenden Versuche und Beobachtungen nicht mit exakten Methoden gewonnen worden sind. Erst Rösch (1930) hat versucht, durch genau kontrollierte Experimente der Lösung dieses Problems näher zu kommen. Er legte den Hauptwert auf die Frage, ob einmal zur Sammeltätigkeit übergegangene Bienen wieder zur Brutpflege zurückkehren können. Seine Fragestellung deckt sich also nur teilweise mit der meinigen. Die Methode von Rösch (1930) ging dahin, durch »Flugling«-Bildung ein Altvolk zu schaffen und diesem eine Wabe mit offener Brut einzuhängen. Später entweiselte er das Altvolk und suchte es dadurch zur Erziehung von Nachschaffungsköniginnen und im Zusammenhang damit zur Bereitung von Futtersaft zu veranlassen. Rösch (1930) kommt zu dem Ergebnis, daß ältere Bienen zwar Brut pflegen können, daß aber eine solche Brutpflege nur von den Altbienen ausgeübt wird, die noch nicht zur Sammeltätigkeit übergegangen sind. Bei meinen Untersuchungen den gleichen Weg einzuschlagen wie Rösch, schien mir untunlich, da meine morphologischen Untersuchungen gelehrt hatten, daß auch unter ziemlich alten Bienen, vor allem auch unter Trachtbienen, noch ein gewisser Prozentsatz volltätige Pharynxdrüsen besitzt. Außerdem hatte die Versuchsreihe I gezeigt, daß sich unter geeigneten Bedingungen die Drüsen weit über die normale Zeit hinaus in Tätigkeit erhalten lassen. Es ist bei der Methode der Fluglingbildung keine Gewähr gegeben, daß sich die Pharynxdrüsen bei den Versuchstieren nicht mehr in Funktion befinden. Ich schlug deshalb einen anderen Weg ein. Da die Pharynxdrüsen nur bei pollenhaltiger Ernährung in Tätigkeit treten, liegt die Vermutung nahe, daß bei alleiniger Zuckerwasserfütterung die bereits funktionierenden Drüsen wieder zurückgebildet werden. Es sollte dann versucht werden, bei diesen Tieren,

deren Pharynxdrüsen zurückgebildet waren, durch Pollenernährung eine erneute Tätigkeit der Drüsen zu erzielen. Zu diesem Zweck wurde folgende Versuchsreihe angesetzt.

Versuchsreihe VI.

Bei sämtlichen Versuchen dieser Serie wurden die Völkchen aus Brutbienen gebildet, von denen also zu vermuten stand, daß sie noch nicht sehr alt waren, und daß ihre Pharynxdrüsen sich in Tätigkeit befanden. Vor Ansetzen des Versuches überzeugte ich mich außerdem durch Untersuchung von Stichproben von je zehn Tieren, daß die Drüsen in mittelstarker bis starker Funktion waren. Die Völkchen bestanden durchschnittlich wieder aus je 200 Bienen. Sie wurden verschieden lange nur mit einer Lösung reinen Rohrzuckers bzw. gewöhnlichen Handelszuckers gefüttert. Von Zeit zu Zeit wurden je zehn Tiere auf den Zustand ihrer Drüsen hin untersucht. Wenn sich hierbei herausstellte, daß die Drüsen nur noch schwach oder gar nicht in Tätigkeit waren, dann wurden die Tiere außer mit Zuckerlösung auch noch mit Pollen gefüttert.

Völkchen 1. Beginn des Versuches 8. V. 1930. Nach 14tägiger Zuckerwasserfütterung waren bei zehn Tieren die Drüsen sämtlich nur schwach in Tätigkeit (Stadium III). Die Fermentwirkung war entsprechend schwach (Tabelle 3, Nr. 34).

Völkchen 2. Beginn des Versuches 1. IX. 1930. Nach 8tägiger Zuckerwasserfütterung zeigten sechs Tiere die Drüsen noch in starker (Stadium I), vier Tiere in mittelstarker Tätigkeit (Stadium II). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war stark (Tabelle 3, Nr. 35a). Nach 15tägiger Fütterung waren bei drei Bienen die Drüsen in starker, bei drei Bienen in mittelstarker (Stadium II), bei einer Biene in schwacher und bei drei weiteren Bienen gar nicht mehr in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung der Drüsen dieser Tiere war mittelstark (Tabelle 3, Nr. 35b). Nach 19tägiger Zuckerwasserfütterung waren bei zwei Tieren die Drüsen stark (Stadium I), bei fünf Bienen mittelstark (Stadium II), bei drei Bienen schwach in Tätigkeit (Stadium III). Die Fermentwirkung war mittelstark (Tabelle 3, Nr. 35c).

Völkchen 3. Dieses Völkchen wurde gleichzeitig mit 2 gehalten. Nach 8 Tage langer Rohrzuckerfütterung zeigten vier Tiere die Drüsen in starker (Stadium I), drei Tiere in mittelstarker (Stadium II), drei Tiere in schwacher Funktion (Stadium III). Die Fermentwirkung war mittelstark (Tabelle 3, Nr. 36a). Nach 15 Tagen waren bei zwei Bienen die Drüsen in starker (Stadium I), bei vier Bienen in mittelstarker Tätigkeit (Stadium II), bei drei Bienen in schwacher (Stadium III), bei einer Biene gar nicht mehr in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung von diesen Drüsen war mittelstark (Tabelle 3, Nr. 36b). Nach 19tägiger Rohrzuckerfütterung besaßen zwei Tiere noch voll funktionierende (Stadium I), zwei mittelstark tätige (Stadium II), zwei schwach tätige Drüsen (Stadium III), und bei vier weiteren Tieren waren sie vollkommen funktionslos (Stadium IV). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war schwach (Tabelle 3, Nr. 36c).

Völkchen 4. Beginn des Versuches 3. VI. 1930. Nach 8tägiger Zuckerwasserfütterung waren bei einer Biene die Drüsen in mittelstarker, bei zwei Bienen in schwacher Tätigkeit (Stadium III), bei sieben weiteren Bienen gar

nicht mehr in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung war sehr schwach (Tabelle 3, Nr. 37a).

Nach Entnahme dieser Probe wurden die Tiere 7 Tage lang mit Pollen gefüttert. Bei sämtlichen zehn untersuchten Tieren waren die Drüsen vollkommen funktionslos (Stadium IV). Fermente waren nicht nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 37b).

Völkchen 5. Dieser Versuch verlief parallel mit 4. Die in gleichen Zeitabständen erfolgten Untersuchungen über Zustand und Fermentgehalt der Drüsen zeitigten dasselbe Ergebnis (Tabelle 3, Nr. 38a und b). Nach 8 Tagen Zuckerwasserfütterung waren die Drüsen von vier Tieren im Stadium III, von sechs im Stadium IV. Nach weiteren 7 Tagen Pollenfütterung waren bei sämtlichen Tieren die Drüsen im Stadium IV.

Völkchen 6. Beginn des Versuchs 13. V. 1930. Nach 8 Tagen zeigten vier Tiere die Drüsen schwach, sechs Tiere gar nicht in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung der Drüsen war sehr schwach (Tabelle 3, Nr. 39a).

Nach dieser Feststellung wurde 6 Tage mit Pollen gefüttert. Bei drei danach untersuchten Tieren waren die Drüsen in starker (Stadium I), bei drei Tieren in mittelstarker (Stadium II), bei zwei Tieren in schwacher (Stadium III) und bei zwei weiteren Bienen gar nicht in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war mittelstark (Tabelle 3, Nr. 69b). Zwei Tage später erwiesen sich bei zwei Tieren die Drüsen in starker (Stadium I), bei vier Tieren in mittelstarker (Stadium II), bei einem Tier in schwacher (Stadium III) und bei drei weiteren Bienen gar nicht in Funktion. Die Fermentwirkung dieser Drüsen war schwach (Tabelle 3, Nr. 39c).

Aus der Versuchsreihe VI ergibt sich, daß Bienen, deren Pharynxdrüsen in Funktion sind, diese auch bei pollenfreier Ernährung einige Zeit in Tätigkeit erhalten können. Im allgemeinen läßt sich jedoch bei Vorenthaltung des Pollens eine fortschreitende Rückbildung der Drüsen beobachten, die schon nach etwa 9 Tagen zur Funktionslosigkeit führen kann.

Als wesentliches Ergebnis dieser Versuchsreihe ist folgendes festzustellen: *Sind bei Arbeitsbienen die Pharynxdrüsen einmal zurückgebildet, so läßt sich durch Pollenernährung die Drüsentätigkeit nicht wieder hervorrufen.* Man könnte allerdings den Einwand erheben, daß die Tiere bei dieser Versuchsanordnung ja keine Brut zu pflegen hatten, und daß zurückgebildete Pharynxdrüsen bei »Brutreiz« und Pollenfütterung vielleicht doch wieder in Tätigkeit treten können. Jedoch beweist der auf S. 154 geschilderte Versuch von Rösch (1930), daß ebenfalls in jenem Versuch der Brutreiz Trachtbienen nicht wieder zur Aufnahme der Brutpflege veranlaßte. Im Zusammenhang mit den Ergebnissen von Rösch dürften also meine Resultate beweisen, daß bei einmal zurückgebildeten Pharynxdrüsen eine erneute Tätigkeit nicht mehr erzielt werden kann.

Eine Gefahr für den Bestand eines Bienenvolkes durch die Störung seiner normalen Arbeitskette entsteht jedoch aus dieser Tatsache nicht. Meine Befunde an bis 48 Tage alten Bienen normaler Stöcke zeigen, daß sich immer ein genügend hoher Prozentsatz von Altbienen mit unverbrauchten Pharynxdrüsen im Volk befindet, der die Brutpflege übernehmen kann, wenn auch durch Eingriffe des Imkers die eigentlich zur Brutpflege bestimmten Jungbienen fehlen.

In scheinbarem Widerspruch zu obigem Ergebnis steht in Versuch 6 die Feststellung von drei Bienen, die nach 8tägiger Zuckerwasserfütterung und darauffolgender 6tägiger Pollenernährung die Drüsen in voller Funktion zeigten. Ich erkläre dieses Vorkommnis im Zusammenhang mit der bei den Versuchen 2 und 3 gemachten Feststellung, daß manche Tiere noch nach 19tägiger Zuckerwasserfütterung die Drüsen in Funktion zeigten. In diesem Fall kann natürlich erneute Pollenzufuhr die Drüsentätigkeit weiter erhalten oder gar fördern. Wenn vor Beginn der Pollenfütterung die Untersuchung von 10 Tieren ergeben hatte, daß bei diesen die Drüsen nur noch in schwacher Tätigkeit bzw. vollkommen funktionslos waren, so ist mit diesem Befund natürlich keine Gewähr gegeben, daß sie nun auch schon bei sämtlichen Bienen des Völkchens außer Funktion waren.

Anhangsweise soll nicht unerwähnt bleiben, daß die Beeinflussung der Pharynxdrüsentätigkeit durch Pollenmangel auch wirtschaftlich Bedeutung gewinnen kann. Die in Deutschland seit dem 1. Oktober 1930 in Kraft getretenen Honigschutzverordnungen sehen nämlich die Festsetzung einer bestimmten Mindestgrenze für den Diastasegehalt des Honigs als Qualitätskennzeichen vor. Es ist zur Zeit die Streitfrage noch ungeklärt, ob der durchschnittlich niedrigere Diastasegehalt von sonst einwandfreien Auslandshonigen oder der durchschnittlich höhere Diastasegehalt von deutschen Honigarten als Norm den Begriffsbestimmungen zugrunde gelegt werden soll.

Herrn Dr. Freudenstein verdanke ich eine mündliche Mitteilung über einen Vortrag des holländischen Nahrungsmittelchemikers de Boer (*Apis*-Club-Kongreß London 1930), worin das Verhalten der diastatischen Fermente in erhitztem Honig behandelt wurde. Hierbei wurde die Feststellung eines kalifornischen Forschers, Vansell, erwähnt, daß die pollenreichsten Honigarten auch die diastasereichsten seien. Vansell zog hieraus den Schluß, daß vielleicht der Pollen im Honig die diastatischen Fermente liefere. Mit dieser Vermutung steht er in gewisser Beziehung im Einklang mit Gothe (1914), nach dem die Diastase zum Teil tierischer, zum Teil pflanzlicher Herkunft sein soll. Doch wirkt

nach GOTHE die Pollendiastase schwächer als die Bienendiastase. VANSELL konnte übrigens den im Honig durch Erhitzen vernichteten Diastasegehalt durch Pollenzusatz nicht wieder hervorrufen.

Vielleicht erklärt sich die Verschiedenartigkeit des Diastasegehalts der Honigarten durch die Tatsache, daß manche Blütenarten ausgezeichnete Nektarspender sind, daß aber der aus ihrem Nektar bereitete Honig nur dann diastasereich ist, wenn auch gleichzeitig genügend Pollen gespendet wird. Denn nur durch ausreichende Pollenernährung vermögen die Bienen – besonders bei Massentrachten — ihre Pharynxdrüsen zur Erzeugung von Invertase und Diastase für die Honigbereitung entsprechend zu entwickeln. Wir dürfen annehmen, daß der Pollengehalt im Honig nicht nur von den Nektarpflanzen allein, sondern auch von gleichzeitigen Pollentrachten mitbestimmt wird, die in Deutschland in Vielseitigkeit und Verbreitung den bloßen Nektarspendern zu entsprechen pflegen. Die Honigmengen amerikanischer Exportgebiete werden zumeist aus großen Flächen einheitlicher Nektarpflanzen gewonnen. Es ist möglich, daß Pollenspender nicht in ausreichendem Maße gleichzeitig zur Verfügung stehen und dadurch die Diastasearmut vieler ausländischer Honige verursacht wird. Vielleicht erklärt sich die letztere auch noch einfacher aus der Tatsache, daß in Gebieten mit einem sehr hohen Durchschnittsertrag an Honig pro Bienenvolk die Pharynxdrüsen der Einzelbienen die in Honig umzuwandelnden Nektarmengen nicht genügend zu fermentieren vermögen. Für eine solche Annahme spricht auch der von KOCH (nach ZANDER-KOCH 1927) festgestellte geringere Invertasegehalt im Zuckerfütterungshonig. Bei den deutschen Trachtverhältnissen sind jedenfalls die Voraussetzungen für die Bildung eines höheren Diastasegehaltes bedeutend günstiger. Es erscheint deshalb nicht mehr als recht und billig, daß der Wert dieses Fermentreichtums von deutschem Honig bei den Begriffsbestimmungen einer deutschen Honigschutzverordnung als Norm zugrunde gelegt wird.

II. Die Mandibeldrüse (Kauladendrüse).

a) Morphologie.

Die Mandibeldrüse ist nur bei der Arbeiterin und bei der Königin in funktionsfähigem Zustand vorhanden. Bei der Drohne ist sie rudimentär. Die Drüse ist paarig ausgebildet und mündet mit einer kleinen ovalen Öffnung jederseits an der Innenseite der Mandibelbasis aus. Sie hat die Gestalt eines zweilappigen Säckchens, das aus einem einschichtigen Drüsenepithel gebildet ist und reichlich mit Tracheen versorgt wird. Bei der Königin ist die Drüse bedeutend umfangreicher als bei

der Arbeitsbiene (vgl. Abb. 11 und 4). Der obere innere Lappen der Drüse ist bei der Königin stark verlängert und erstreckt sich fast bis an den oberen Rand des Lobus opticus. An Übergangsstufen zwischen Arbeiterin und Königin konnte BECKER (1925) feststellen, daß mit Zunahme der Größe der Pharynxdrüse die Mandibeldrüse kleiner wird. Eine Abbildung zur Kennzeichnung von Gestalt und Umfang der Mandibeldrüse findet sich bei SNODGRASS (1925). Ich habe mich daher auf die Wiedergabe von Schnittbildern zur Darstellung der Lage und der Veränderungen der Drüse beschränkt.

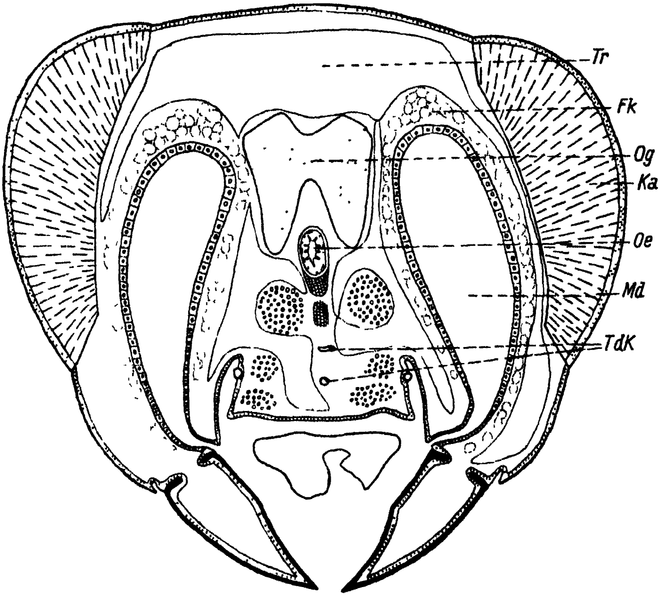


Abb. 11. Frontalschnitt durch den Kopf einer über 1 Jahr alten Königin. Halbschematisch. Die Mandibeldrüse ist viel umfangreicher ausgebildet als bei der Arbeitsbiene (vgl. Abb. 4). Vergr. 17fach *Fk* Fettkörper, *Ka* Komplexauge, *LdK* Labialdrüsenkanal, *Md* Mandibeldrüse, *Oe* Oesophagus, *Og* Oberschlundganglion, *Tr* Trachee.

Mit zunehmendem Alter der Bienen erfährt die Mandibeldrüse eine Rückbildung, die unter anderem in einer Größenabnahme zum Ausdruck kommt. Größenunterschiede lassen sich jedoch nicht ohne weiteres als Maßstab der Rückbildung benutzen, da der Umfang der Drüsen bei den ausschlüpfenden Bienen nicht immer der gleiche ist.

b) Histologie.

Über das Drüsenepithel zieht sich innen eine zarte Intima, die, wie schon SCHIEMENZ (1883) und HESELHAUS (1922) angeben, stark zer-

knittert aussieht. Außen wird das Drüsensäckchen von einer dünnen Propria umkleidet. Nach der Ausmündung zu verengert sich das Drüsenlumen. Es wird eine Art Stiel gebildet, mit dem die Drüse der Mandibel ansitzt. In diesem stielartigen Teil ist die Intima bedeutend stärker ausgebildet. Außer den eigentlichen Drüsenzellen liegen an der Intima noch kleine Epithelzellen. Deren Plasma geht jedoch ohne sichtbare Begrenzung in das der Drüsenzellen über, so daß die Zellen nur an dem Vorhandensein ihrer kleinen Kernchen zu erkennen sind (Abb. 12, 13, 18). Die Herkunft und die Bedeutung der kleinen Epithelzellen ist noch nicht ganz geklärt. Nach SCHIEMENZ (1883) sind sie degenerierte Drü-

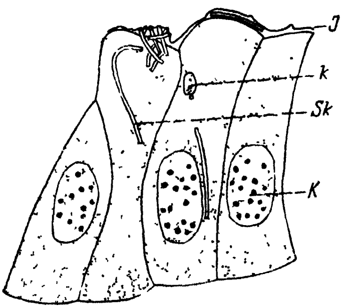


Abb. 12.

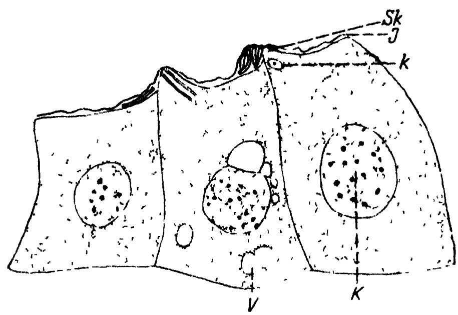


Abb 13.

Abb. 12 Schnitt durch Zellen der Mandibeldrüse einer ausschlüpfenden Arbeitsbiene. Vergr. 420fach. *I* Intima, *k* Kernchen, *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen.

Abb. 13. Schnitt durch Zellen der Mandibeldrüse einer 5 Tage alten Arbeitsbiene Größenabnahme der Zellen. Beginn der Vacuolenbildung Vergr. 420fach *I* Intima, *k* Kernchen, *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen. *V* Vacuole.

senzellen. Da bei der Pharynxdrüse sich ähnliche Zellen finden, denen SOUDEK (1927) die Erzeugung des extracellulären Teils der Secretkanälchen zuschreibt, ist eine ähnliche Aufgabe dieser Zellen bei der Mandibeldrüse nicht von der Hand zu weisen, um so mehr, als die Kerne dieser Zellen häufig enge Beziehungen zu den Kanälchen zeigen. Die Drüsenzellen selbst sind von prismatischer Gestalt. Nach der Mündung zu werden sie flacher und kleiner. Der stielartige Teil der Drüse kurz vor der Ausmündung ist frei von Drüsenzellen. Zwischen den Zellen finden sich vereinzelt Intercellularräume. Ein Medianschnitt durch die Drüse enthält ungefähr 50—80 Drüsenzellen. Von jeder Zelle geht ein kleines Secretkanälchen zur Intima, das beim Austritt aus der Zelle stärkere Wandungen zeigt. Die Kanälchen schlängeln sich unter der Intima eine Strecke weit hin und heben diese nur wenig von den Drüsenzellen ab (Abb. 12 und 13). Mehrere von ihnen vereinigen sich wie bei

der Pharynxdrüse zu einem Bündel und münden in das Lumen der Drüse ein, wobei sie die Intima siebartig durchlöchern (Abb. 12 und 13). Durch die Kanälchen werden die Kerne der Drüsenzellen oft stark eingeschnürt, so daß es bei entsprechenden Schnitten zuweilen aussieht, als wäre der Kern durch das Secretkanälchen in zwei Teile zertrennt (Abb. 16). Das Herantreten der Kanäle an die Zellkerne hatte WOLFF

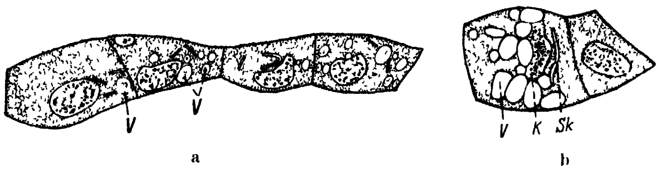


Abb. 14a und b. Schnitte durch Zellen der Mandibeldrüse von alten Nektarsammlerinnen. Vergr. 420fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen, *V* Vacuole.

(1875) zu der unzutreffenden Meinung verführt, daß das Kanälchen in den Kern eindringe. SCHIEMENZ (1883) erwähnt kleine Seitenkanälchen, die von den Secretkanälchen abzweigen sollen. Ich habe selbst bei stärkster Vergrößerung solche Seitenkanälchen nicht feststellen können.

An den Drüsenzellen treten mit zunehmendem Alter der Bienen Veränderungen auf, die sich 1. in einer Größenabnahme der Zellen, 2. im Erscheinen von Vacuolen im Plasma und 3. in Veränderungen am Kern äußern.

Wie schon erwähnt, sind die Zellen in der Nähe der Ausmündung kleiner als in dem von der Mündung entfernteren Teil der Drüse. Ich

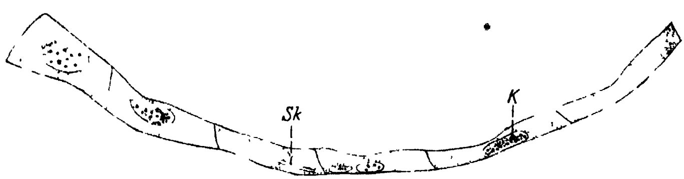


Abb. 15. Schnitt durch Zellen der Mandibeldrüse einer sehr alten (überwinterten) Arbeitsbiene. Weitgehende Rückbildung. Vergr. 420fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen.

unterscheide demgemäß im folgenden und in der Tabelle 4 drei Arten von Zellen: 1. die größten und 2. die kleinsten Zellen, die beide meist nur in geringer Zahl vorhanden sind, und 3. die Zellen von durchschnittlicher Größe, welche am häufigsten gefunden wurden. Bei einer ausschlüpfenden Biene messen die Zellen von durchschnittlicher Größe ungefähr 50 μ senkrecht, 25—30 μ parallel zur angrenzenden Intima (siehe Tabelle 4, Nr. 1—5). In den ersten 14 Lebenstagen verringert sich im allgemeinen diese Größe schnell bis auf ungefähr

25—35 μ senkrecht zur Intima (Tabelle 4, Nr. 6—19). Gegen das Lebensende zu vermindert sich allmählich das Tempo dieser Größenabnahme (Tabelle 4, Nr. 20—32). Bei alten Sommerbienen messen die Zellen durchschnittlich nur noch 17—20 μ senkrecht zum Lumen. Bei überwinterten Bienen ist die Zellgröße die gleiche wie bei alten Sommerbienen (Tabelle 4, Nr. 28—34, vgl. auch Abb. 12—15).

Die hier angegebenen Werte für die Höhe der Zellen beziehen sich auf den Durchschnitt. Wie aus der Tabelle 4 zu ersehen ist, kann diese am häufigsten gefundene Größe durch die von mir als größte und kleinste bezeichneten Zellen beträchtlich über- oder unterschritten werden. So kann z. B. die Zellhöhe bei jungen Bienen bis zu 67 μ, bei alten dagegen stellenweise nur 4 μ betragen. Auch die für die größten und kleinsten Drüsenzellen gefundenen Werte nehmen in der Regel mit zunehmendem Alter der Bienen ab (vgl. Tabelle 4).

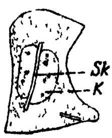


Abb. 16. Schnitt durch eine Zelle der Mandibeldruse einer 27 Tage alten Arbeitsbiene. Gestaltsveränderung des Kerns infolge Einschnürung durch das Secretkanälchen. Vergr. 420fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen.

Sämtliche Drüsenzellen erfahren also mit fortschreitendem Alter der Tiere eine mehr oder minder schnelle Reduktion ihrer Zellhöhe. Aber die Geschwindigkeit dieser Größenabnahme kann beträchtlichen Schwankungen unterliegen, so daß Tiere von gleichem Alter gelegentlich Größenunterschiede von weitestem Umfang zeigen. So vermag z. B. das eine Individuum eine Reduktion der Zellhöhe aufzuweisen, die von einem anderen erst in 2—3 Wochen erreicht wird (vgl. Tabelle 4, Nr. 11 und 12), aber es kann auch ein Individuum sich bezüglich des Reduktionsvorganges erheblich im Rückstande befinden (vgl. Tabelle 4, Nr. 24 und 25). Besonders auffallend war die Zellhöhe bei einer 18tägigen Bauarbeiterin (Tabelle 4, Nr. 21, Abb. 17), deren Drüsenzellen sogar die von allen untersuchten ausschlüpfenden Arbeiterinnen beträchtlich überragten. Eine gleichalterige Baubiene, die an demselben Tage herausgefangen wurde, zeigte zwar auch etwas größere Zellen, aber diese lassen sich wenigstens noch einigermaßen in die Kurve der Größenabnahme einpassen (Tabelle 4, Nr. 22).

An den Drüsenzellen vollziehen sich, abgesehen von der Reduktion ihrer Höhe, Veränderungen im Plasma. Bei ausschlüpfenden Bienen erfüllt das letztere die Zelle gleichmäßig (Abb. 12). Es zeigt zuweilen höchstens an der von der Intima abgewandten Seite eine fein vacuolisierte Struktur. Bei 3 Tage alten Arbeiterinnen treten in den Zellen vereinzelt Vacuolen auf. Die Vacuolenbildung ist aber so spärlich, daß unter

etwa 60 Zellen eines Drüsenquerschnittes höchstens eine vacuolisiert ist. Auf manchen Schnitten sind überhaupt keine Vacuolen vorhanden. Bei 5—6 Tage alten Arbeiterinnen sind die vacuolisierten Zellen etwas häufiger. Durchweg zeigt ein Querschnitt zwei bis vier vacuolenhaltige Zellen (Abb. 13). Die gleichen Verhältnisse pflegt die 8 Tage alte Arbeiterin aufzuweisen. Vom 15.—20. Lebenstage ab wird die Vacuolisierung stärker, so daß auf einzelnen Drüsenquerschnitten bis zu 20 vacuolisierte Zellen zu finden sind. Die oben erwähnte 18 Tage alte Baubiene, deren Drüse durch die Größe ihrer Zellen auffiel, besaß nur sehr wenig vacuolenhaltige Zellen. Die andere untersuchte 18tägige Bauarbeiterin zeigte etwas zahlreicher Vacuolen in ihren durchschnittlich niedrigeren Zellen. Immer häufiger wurden die vacuolisierten Zellen bei den 27tägigen Arbeiterinnen. Bei einer 37 und einer 48 Tage alten Arbeiterin waren etwa die Hälfte aller Drüsenzellen vacuolisiert. Mehrere Pollen- und Nektarsammlerinnen, deren Alter nicht genau bekannt war, aber vermutlich mehr als 30 Tage betrug, und deren Drüsenzellen eine geringere Höhe aufwiesen als die der eben erwähnten 37 und 48 Tage alten Arbeitsbienen, zeigten eine schwächere Vacuolenbildung (Abb. 14a, b). Auch bei überwinterten Bienen, deren Zellen ja eine weitgehende Reduktion der Höhe erfahren, waren nur sehr wenig Zellen mit Vacuolen vorhanden, etwa zwei bis vier im Querschnitt.

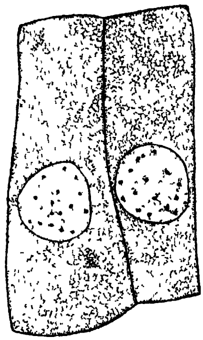


Abb. 17. Schnitt durch Zellen der Mandibeldruse einer 18 Tage alten Baubiene Die Zellen zeigen noch nicht die für dieses Alter durchschnittlich getundene Größenabnahme. Dagegen sind die Chromatinkornchen im Kern schon sehr klein. Vergr 420fach.

Vacuolen wurden in größerer Anzahl also nur in Verbindung mit mittlerer Zellenhöhe gefunden. Die durchschnittlich großen Zellen junger Bienen sowie die sehr weit zurückgebildeten kleinen Zellen sehr alter Sommerbienen und überwinterter Tiere enthielten entweder gar keine oder nur sehr wenig Vacuolen. Das Stadium stärkster Secretionstätigkeit scheint hier also nicht durch die Vacuolisierung des Zellplasmas gekennzeichnet zu sein.

Außer dem Auftreten von Vacuolen läßt sich häufig, vor allem bei jüngeren Bienen, eine stärkere Färbbarkeit des Plasmas in der Gegend der Secretkanälchen feststellen (Abb. 18). HESELHAUS (1922) beobachtete an den Mandibeldrüsenzellen von *Bombus agrorum* gleichfalls eine stärkere Färbbarkeit des Plasmas in der Region der Secretkanälchen.

Gleichzeitig mit den Veränderungen des Plasmas treten mit zunehmendem Alter der Bienen auch solche am Kern auf. Dieser liegt bei ausschlüpfenden Tieren in der von der Intima abgewandten Zellhälfte und mißt durchschnittlich 19 : 17 μ. In gleicher Weise wie die Zelle selbst nimmt auch der Kern mit steigendem Alter der Biene an Größe ab. Bei alten Sommerbienen und bei überwinterten Bienen mißt er durchschnittlich nur noch 13 : 10 μ (vgl. Tabelle 4 und Abb. 12–15). In den sehr weit zurückgebildeten Zellen unterschreiten die Kerne entsprechend der Kleinheit der Zelle bei weitem die durchschnittliche Größe dieser Altersstufe (Abb. 15). In den Fällen, in denen die Zellen trotz des weit vorgeschrittenen Alters der Biene nicht sehr stark an Größe ab-

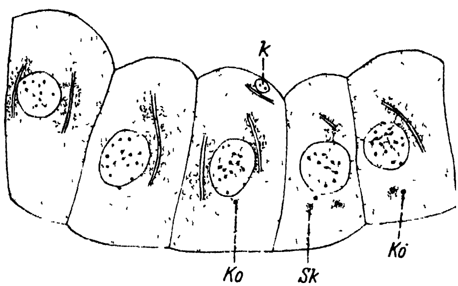


Abb. 18. **Schnitt durch Zellen der Mandibeldrüse einer 9 Tage alten Arbeitsbiene, die mit anderen gleichaltrigen Tieren nach dem Ausschlüpfen auf zwei Honigpollenwaben gehalten wurde.** Noch keine Größenabnahme der Zellen. Im Plasma kleine Körnchen. Verdichtung des Plasmas in der Nähe der Secretkanälchen. Vergr. 420fach. *k* Kernchen, *Ko* Körnchen, *Sk* Secretkanälchen.

genommen haben, sind auch meist die Kerne verhältnismäßig groß. Im allgemeinen tritt die Größenabnahme der Kerne nicht so deutlich hervor wie die der Zellen.

Bei ausschlüpfenden Bienen enthalten die Kerne der Drüsenzellen neben sehr kleinen auch noch 15—20 große Chromatinstücke. Mit fortschreitendem Alter der Bienen nehmen diese gröberen Chromatinkörnchen an Zahl und Größe ab. Sie messen bei der ausschlüpfenden Biene durchschnittlich 2 : 2 μ bzw. 2 : 2,5 μ (Abb. 12). Schon bei 5-tägigen Arbeiterinnen sind sie häufig bedeutend kleiner und messen nur noch 1,5 : 2 bzw. 1,5 : 1,5 μ (Abb. 13). Bei den späteren Altersstufen haben sie meist weiter an Größe eingebüßt. Bei sehr alten Sommerbienen und überwinterten Bienen sind sie durchweg sehr klein (1 : 1 μ). Ihre Zahl ist zum Teil beträchtlich — bis auf 10 und noch weiter — gesunken (Abb. 14 und 15). Auffällig ist, daß die oben schon erwähnte 18tägige Bauarbeiterin trotz der bedeutenden Größe ihrer Zellen und Zellkerne außerordentlich kleine Chromatinstückchen aufwies (Abb. 17).

Nach HEIDENHAIN-Färbung habe ich außer bei ausschlüpfenden und sehr alten Bienen auf den verschiedenen Altersstufen im Plasma der Drüsenzellen kleine Körperchen gefunden, die das gleiche Aussehen zeigten wie die groben Chromatinstücke (Abb. 18). Sie traten immer nur in geringerer Zahl auf, meist nur eins bis vier, selten auch bis zu sechs in einer Zelle. Diese Körnchen liegen häufig sehr dicht am Kern, zuweilen jedoch auch weiter von ihm entfernt.

HESELHAUS (1922) ist geneigt, dem Kern eine aktive Rolle bei der Secretionstätigkeit der Drüsenzellen zuzuschreiben. Er hat verschiedentlich beobachtet, daß der Zellkern Ausläufer in der Richtung der Secretkanälchen aussendet und deutet diese Erscheinung im Sinne KORSCHELTS (1891) als eine Vergrößerung der abscheidenden Kernoberfläche. Für seine Anschauung ist außer der häufig sehr engen Beziehung der Kanälchen zum Kern vor allem die Reduktion der Chromatinkörnchen nach Zahl und Größe anzuführen. Auch auf die Lage der Vacuolen in der Nähe des Kerns (Abb. 13 und 14a) und das Auftreten von Körnchen im Plasma, die nach Form und Umfang mit den Chromatinkörnchen im Kern übereinstimmen, muß in diesem Zusammenhang hingewiesen werden.

Um Aufschluß darüber zu erhalten, ob die Rückbildung der Mandibeldrüse unter veränderten Lebensbedingungen der Bienen anders erfolgt als bei Tieren aus normalen Stöcken, habe ich die Bienen, welche aus den Versuchen über die Physiologie der Pharynxdrüsen stammten, auch auf den Zustand der Mandibeldrüse hin untersucht. Bei der Versuchsreihe V zeigten Tiere, welche nach dem Schlüpfen auf zwei Pollenwaben gehalten und mit Zuckerwasser, dem Pollen zugegeben war, gefüttert wurden, nach 8 Tagen die Zellen der Mandibeldrüse in einer Höhe von durchschnittlich 56 μ. Sämtliche Zellen der vier untersuchten Tiere überragten bedeutend die von gleichaltrigen Individuen, welche aus normalen Stöcken stammten (Tabelle 4, Nr. 35—38). Gleichfalls ist eine anscheinend verlangsamte Rückbildung bei den Bienen des Brutpflegeversuches (I) zu beobachten. Bei den über 28 Tage alten Bienen messen die Zellen durchschnittlich 38 μ senkrecht zur Intima. Auffallend ist im gleichen Versuch die geringe Größenabnahme bei den Tieren, die über 58 bzw. 67 Tage alt sind. Die durchschnittliche Höhe beträgt noch 25—31 μ. Die Abnahme ist also weniger stark als bei gleichaltrigen bzw. jüngeren Tieren aus normalen Stöcken (vgl. Tabelle 4, Nr. 39 44 und Nr. 24—32). Nun kommen, wie schon auf S. 162 erwähnt wurde und auch aus der Tabelle 4 zu ersehen ist, auch normalerweise beträchtliche Schwankungen in der Größenabnahme

der Drüsenzellen vor. Aber es ist zum mindesten unwahrscheinlich, daß es sich bei den genannten Versuchstieren immer nur um derartige noch innerhalb der Norm gelegene Abweichungen handeln sollte. Reiche Pollennahrung und die Notwendigkeit anormal langer Brutpflege scheinen also die Größenreduktion der Drüsenzellen zu verlangsamen.

Pollenmangel dagegen beschleunigt offenbar die Rückbildung der Drüsen (Tabelle 4, Nr. 45—50). Denn die durchschnittliche Größe der Zellen von Tieren, die nur mit Zuckerwasser gefüttert wurden, lag meist beträchtlich unter der von gleichaltrigen normalen Tieren. Schon nach 4—5tägiger Zuckerwasserfütterung war eine bedeutende Reduktion der Drüsenzellen zu beobachten. Nach 9—10 Tage langer Zuckerwasserfütterung betrug die Größe der Zellen meist nur noch 17 : 20 μ (vgl. Tabelle 4, Nr. 49, 50). Die Reduktion hatte hier also schon den gleichen Grad erreicht wie bei sehr alten Bienen.

c) Physiologie.

Das Secret der Mandibeldrüse ist nach den Angaben von Schiemenz (1883), Heselhaus (1922), Zander (1922) u. a. eine intensiv riechende, stark sauere Flüssigkeit. Sie ist nicht ganz klar und durchsichtig, sondern hat mehr die Beschaffenheit eines dünnflüssigen Schleims, der mit fein verteilten, weißlichen Substanzen durchsetzt ist. In Wasser löst sich das Secret vollständig auf. Die Drüse zeigt bei Anwendung der gebräuchlichen Fixierungsmittel auf Schnitten kein Secret mehr. Auf sämtlichen Altersstufen und bei Tieren jeder Tätigkeit habe ich jedoch bei der Totalpräparation in physiologischer Kochsalzlösung Secret gefunden. Auch solche Bienen, die zeitlebens nur mit Zuckerwasser gefüttert wurden, zeigten die Drüse stets mit Secret erfüllt, und zwar unterschied es sich hier im Aussehen nicht von dem normal lebender Tiere.

Snodgrass (1925) bezweifelt, daß es sich einwandfrei entscheiden lasse, ob das Secret sauer ist oder nicht, da nach seinen Beobachtungen die Drüse sich niemals frei von den Körperflüssigkeiten und vom Speichel herauspräparieren lasse. Ich kann Snodgrass hierin nicht zustimmen. Präpariert man eine Mandibeldrüse sorgfältig heraus, ohne daß sie dabei verletzt wird, und bringt sie auf blaues Lackmuspapier, so dringt die an der Drüse haftende Flüssigkeit in das Papier ein. Es erfolgt jedoch keine Farbänderung. Erst wenn jetzt die Drüse zerdrückt wird, färbt sich das Lackmuspapier rot. Wird die Drüse beim Herauspräparieren etwas verletzt, so tritt die Rotfärbung allerdings sofort

ein, nachdem man die Drüse auf das Lackmuspapier gelegt hat. Die Extrakte der Mandibeldrüse zeigen einen p_H-Wert von 4,6—4,8. Ausschlüpfende Bienen unterscheiden sich in der Wasserstoffionenkonzentration ihrer Mandibeldrüsen nicht von Tieren späterer Altersstufen (Tabelle 2). Durch Zerquetschen der Drüse mit kleinen Körnchen von Bromphenolblau und Methylrot läßt sich feststellen, daß der p_H-Wert der Drüsen zwischen 4,1 und 5,1 liegen muß (vgl. Tabelle 2). Das Secret der Drüse ist also unzweifelhaft stark sauer.

Da man über die chemische Natur des Secrets bis jetzt noch nichts weiß, ist die Funktion der Drüse noch ziemlich umstritten. Von ihrem Entdecker WOLFF (1875) wurde sie als »Riechschleimdrüse« angesprochen. Diese Ansicht hat aber schon SCHIEMENZ (1883) widerlegt. Nach ihm steht die Drüse zur Nahrungsaufnahme in Beziehung. Er führt zur Stützung seiner Ansicht an, daß die Mandibeldrüse bei der Königin und den jungen Brutbienen, die ein großes Nahrungsbedürfnis zeigen, am stärksten entwickelt ist. JORDAN (1913) nimmt nicht eindeutig Stellung zu den verschiedenen Ansichten über die Funktion dieser Drüse. HESELHAUS (1922) schließt sich SCHIEMENZ (1883) an, aber er weiß nicht, in welcher Art er sich die Beteiligung der Mandibeldrüse bei der Verarbeitung der Nahrung vorstellen soll. ZANDER (1922) neigt der Theorie von SCHIEMENZ zu. EVENIUS (1926) vermutet in der Drüse die Erzeugerin von Verdauungsfermenten.

Eine ganz andere Auffassung haben ARNHART (1906) und SNODGRASS (1925) von der Funktion der Mandibeldrüse. Sie glauben, daß die Drüse bei der Wachsbearbeitung beteiligt sei. Ihre Ansicht stützt sich auf die Lage der Drüsenausmündungen. Doch macht ihre Anschauung es notwendig, für die Mandibeldrüsen der Arbeiterinnen und Königinnen eine verschiedene Funktion anzunehmen, da ja die Königinnen kein Wachs kauen. Durch die Untersuchungen von JAUBERT (1927 und 1929) ist es erwiesen, daß das frisch ausgeschwitzte Wachs sich von dem verarbeiteten Wachs unterscheidet. LINEBURG (1924) hat durch Beobachtungen an Wachs kauenden Bienen wahrscheinlich gemacht, daß dem Wachs beim Kauen etwas Flüssigkeit beigemischt wird. Diese Flüssigkeit stammt nach der Meinung von SNODGRASS (1925) von der Mandibeldrüse.

Als Erzeugerin der von früheren Autoren im Kopf von Arbeitsbienen nachgewiesenen Fermente kommt die Mandibeldrüse nicht in Betracht. Invertase, Diastase und Protease sind in den Extrakten der Mandibeldrüse auf keiner Altersstufe nachzuweisen. Die Ansicht von EVENIUS (1926), daß die Mandibeldrüse Verdauungsfermente erzeuge, konnte also nicht bestätigt werden.

Im Verein mit meinen morphologischen Befunden gibt jedoch die Stärke der Drüsentätigkeit während des Lebensablaufs der Biene einige Aufklärung über die Funktion der Mandibeldrüse. Bei ausschlüpfenden Bienen steht die Drüse auf dem Höhepunkt ihrer Ausbildung. Sie kann sofort mit der Secretion beginnen und braucht nicht erst ein Ausbildungsstadium zu durchlaufen wie die Pharynxdrüse. Nach meinen Untersuchungen über die histologischen Veränderungen der Drüse ist festzustellen, daß die Mandibeldrüse offenbar in den ersten 14 Lebenstagen der Biene ihre regste Tätigkeit entfaltet. Denn die Größenabnahme der Drüsenzellen ist in dieser Zeit am stärksten. Auch die stärkere Färbbarkeit des Plasmas in der Region der Secretkanälchen, die durchweg nur bei jüngeren Bienen gefunden wurde, sowie die Kernveränderungen sprechen im gleichen Sinne. In der Folgezeit wird die Drüse immer weiter zurückgebildet, aber sie scheint doch noch stets in schwacher Tätigkeit zu bleiben, da Secret auf jeder Altersstufe als Drüseninhalt auch bei den ältesten Sommerbienen und bei überwinterten Bienen festzustellen ist. Dies scheint darauf hinzudeuten, daß die Drüse ihre Tätigkeit nicht nur im Zusammenhang mit einer nur kurze Zeit von der Biene ausgeübten Beschäftigung entfaltet. Ob die Mandibeldrüse etwa wie die Pharynxdrüse verschiedene funktionelle Aufgaben zu erfüllen hat, ob vor allem die Tätigkeit in der ersten Zeit, während derer die Vacuolenbildung nur spärlich oder gar nicht auftritt, verschieden ist von derjenigen zu der Zeit, in der über die Hälfte aller Zellen vacuolisiert ist, läßt sich schwer entscheiden.

Unter gewissen Voraussetzungen scheint die Rückbildung der Drüse und im Zusammenhang damit das Nachlassen ihrer Tätigkeit langsamer zu erfolgen, als es unter normalen Verhältnissen der Fall ist. Hierfür sprechen die Ergebnisse der auf S. 165 geschilderten Versuche der Reihe V. Aus dem Brutpflegeversuch (1) ergibt sich für die Tätigkeit der Mandibeldrüse eine Parallele zu den für die Pharynxdrüse gefundenen Ergebnissen. Auch bei alleiniger Zuckerwasserfütterung tritt die Mandibeldrüse in Tätigkeit. Die Rückbildung der Drüse erfolgt aber bei Pollenmangel so schnell, daß die Mandibeldrüse schon nach 10 Tagen einen Funktionszustand zeigt, der normaliter erst von sehr alten Bienen erreicht wird. Aus dem Ergebnis des Brutpflegeversuches könnte geschlossen werden, daß die Tätigkeit der Mandibeldrüse eine Voraussetzung für die Ausbildung und Funktionserhaltung der Pharynxdrüse ist. Hiermit würde auch das Resultat der Versuchsreihe IV in Einklang stehen, daß nach 10tägiger Pollenenthaltung die Pharynxdrüsen junger Bienen nicht mehr in Tätigkeit treten können,

weil die Mandibeldrüse schon zu weit zurückgebildet ist. In welcher Weise die Tätigkeit der Mandibeldrüse Grundlage für die der Pharynxdrüse sein kann, soll im folgenden gezeigt werden.

Die Lage der Mandibeldrüsen bzw. ihrer Ausmündungsstellen deutet darauf hin, daß sie bei der Futtersafterzeugung und Honigbereitung keine direkte Rolle spielen. Sie könnten aber mit der Pollenverdauung und Wachsbereitung in Beziehung stehen. Da die Ausmündung der Drüse keine besondere Verschlußvorrichtung besitzt und da ferner, wie aus den Abb. 4 und 11 zu ersehen ist, Abwärtsbewegungen der Mandibeln ein Öffnen, Aufwärtsbewegungen ein Schließen der Drüsenöffnungen bewirken, steht die Mandibeldrüse wahrscheinlich zu Tätigkeiten der Biene in Beziehung, bei denen die Mandibeln gebraucht werden. Kaubewegungen der Mandibeln kommen nun nur bei der Verarbeitung des Wachses (eventuell noch des eingetragenen Kittharzes) und bei der Nahrungsaufnahme, vor allem beim Pollenkauen, in Frage. Für die Mitarbeit der Mandibeldrüse bei der Wachsverarbeitung könnte meine einmalige Feststellung verlangsamter Drüsenrückbildung bei einer 18 Tage alten Bauarbeiterin sprechen. Einer solchen Auffassung steht aber die hohe Ausbildung der Drüse bei der Königin entgegen, die sich ja am Wachsverarbeiten nicht beteiligt. Es bleibt also nur die Annahme übrig, daß Secrete der Mandibeldrüse bei Arbeitsbienen und Königin der Auswertung der Nahrung für den eigenen Körper dienen. Besonders muß der Gesichtspunkt berücksichtigt werden, daß eine Drohne mit vollständig ausgebildeten inneren Organen ausschlüpft und im Stock keine Arbeiten verrichtet, die ein gesteigertes Nahrungsbedürfnis bedingen. Es ist somit ohne weiteres verständlich, wenn die Drüse bei der Drohne zurückgebildet und funktionslos ist. Die Königin dagegen muß ihre Ovarien erst nach dem Schlüpfen bis zur Legefähigkeit ausbilden und ihnen auch später ständig Aufbaustoffe für die Eiproduktion zuführen. Die Arbeitsbienen benötigen gleichfalls erhöhte Zufuhr bestimmter Baustoffe zur Ausbildung und ständigen Ernährung der Organe, die der Futtersaft-, Honig- und Wachsbereitung dienen.

Obgleich die Königin selbst wahrscheinlich keinen Pollen, sondern nur flüssige Nahrung in Gestalt von Futtersaft und Honig zu sich nimmt, erscheinen Beziehungen zur Pollenverdauung nicht ausgeschlossen. Elser (1929) stellte nämlich im Futtersaft in auffällig konstanter Quantität Pollenkörner fest, die zum Teil erhalten, zum Teil zertrümmert waren. Es scheint mir durchaus möglich, daß das Mandibeldrüsensecret durch Beeinflussung der beigemischen Pollenkörner und Eiweißstoffe an der Vervollständigung und Weiterverarbeitung des von den Pharynx-

drüsen secernierten Futtersaftes mitarbeitet. Der besonders hohe Bedarf an einem solchen Secret und damit der Umfang der Mandibeldrüse ist bei der Königin dann aus der durch Lebensdauer und Eierlegetätigkeit besonders hohen Notwendigkeit der Auswertung von Eiweißstoffen erklärlich. — Für Arbeitsbienen ist ja Pollenverdauung die Vorbedingung für die vollwertige Ausbildung der Pharynxdrüsen. Damit stimmt überein, daß die Mandibeldrüse schon bei den eben geschlüpften Bienen und dann während der ersten 14 Lebenstage besonders stark secerniert. Bei langsamer Rückbildung, die mit der der Pharynxdrüse auch unter anormalen Bedingungen Schritt zu halten scheint, bleibt sie immer genügend leistungsfähig, um die Pollenverarbeitung für den individuellen Nahrungsbedarf und zur Futtersaftbereitung zu besorgen. Auch läßt sich die verzögerte Rückbildung der Mandibeldrüse bei einer Baubiene, die Wachsdrüsen in Tätigkeit zu halten hat, mit einer solchen Funktionsdeutung in Einklang bringen.

Ich neige also der Ansicht zu, daß das Mandibeldrüsensecret eine besondere Rolle bei der Nahrungszubereitung, besonders bei der Pollenverarbeitung, spielt. Allerdings spricht gegen diese Auffassung bis zu einem gewissen Grade der Mangel an Protease, die ich im Gegensatz zu Evenius (1926) im Bienenkopf nicht feststellen konnte. Vielleicht ist auch der Pharynxdrüse eine Funktion der Polleneinspeichelung zuzuschreiben (vgl. S. 139). Es ist ferner einzuwenden, daß auch Bewegungen der Mandibeln beim Wachskauen den Austritt von Secret bewirken müssen. — Eine abschließende Antwort auf die Frage nach der Natur des Mandibeldrüsensecrets kann deshalb nur im Anschluß an eine Erweiterung unserer Kenntnisse über die Ernährungsphysiologie der Honigbiene gegeben werden.

III. Die Labialdrüsen (Lippendrüsen).

Am Zungengrund mündet der Ausführgang der Labialdrüsen. Diese bestehen aus einem im Kopf gelegenen Teil, den Hinterkopfdrüsen, und einem im Thorax gelegenen Teil, den Thoraxdrüsen (Abb. 1). Da die Namen dieser Teildrüsen gebräuchlicher sind und ebenfalls von Zander (1922) und Snodgrass (1925) in ihren Werken gebraucht werden, sollen sie auch hier Anwendung finden.

Vor der Mündung ist der gemeinsame Ausführkanal beider Drüsen zu einer Ampulle vergrößert (Abb. 1). Diese wird nach Breithaupt (1886) erweitert, sobald der Protractor linguae die Zunge zum Ausstrecken bringt. Meine Schnittserienbefunde bestätigen diese Ansicht. Bei eingezogener Zunge stoßen die Ampullenwände fast aneinander,

während bei ausgestreckter Zunge ein breiter Raum zwischen ihnen freibleibt. Nach BREITHAUPT bewirkt diese Erweiterung der Ampulle eine Saugwirkung, durch welche aus den Drüsen Secret zunächst in die Ampulle und von da aus auf die Zunge gelangt.

Von der Mündung aus verläuft der Ausführgang im Mentum aufwärts (Abb. 1 und 2). Bei eingezogener Zunge bildet er mehrere Schlingen, während er beim Ausstrecken der Zunge nahezu gerade verläuft. Unter dem Unterschlundganglion zweigen von ihm fast im rechten Winkel die Kanäle der Hinterkopfdrüsen ab (Abb. 1, 2, 3).

Die Hinterkopfdrüsen selbst bestehen aus zahlreichen kleinen Drüsensäckchen. Die Ausführgänge der in der linken und rechten Kopfhälfte gelegenen Säckchen vereinigen sich jederseits zu je einem Ausführgang. Diese beiden Ausführgänge stoßen unter dem Unterschlundganglion mit dem Ausführkanal der Thoraxdrüsen zusammen und bilden mit ihm den schon erwähnten gemeinsamen Labialdrüsengang.

Die Thoraxdrüsen haben mehr die Struktur von zahlreich verästelten Schläuchen, die in zwei getrennten Partien jederseits zwischen die Flugmuskulatur und die Körperwand eingebettet sind (Abb. 3). Die Ausführkanäle der Schläuche münden jederseits in ein sackartiges Reservoir ein, deren Ausführgänge sich im Kopf zunächst miteinander und dann mit denen der Hinterkopfdrüsen vereinigen. Über die äußere Form der freigelegten Labialdrüsen geben Abbildungen bei ZANDER (1922), SNODGRASS (1925) und LEUENBERGER (1929) Aufschluß. Ich habe mich daher darauf beschränkt, in den Abb. 1, 2 und 19 die Lage der Labialdrüsen im Bienenkörper und in Abb. 20—27 ihre histologischen Verhältnisse klarzustellen.

III 1. Die Hinterkopfdrüse.

a) Morphologie.

Nach Abzweigung von dem mit den Thoraxdrüsen gemeinsamen Ausführkanal verlaufen die Ausführgänge der Hinterkopfdrüsen zunächst unter den Spangen des Tentoriums, geben kurz danach einen Ast nach unten ab, der sich bis in die Gegend der Mandibeldrüsen erstreckt und sich mehrfach aufzweigt. Der Hauptteil des Drüsenkanals aber wendet sich hinter dem Tentorium scharf nach oben und verläuft zwischen dem Lobus opticus und der hinteren Kopfwand bis an die obere Wand der Kopfkapsel (Abb. 1 und 2). Er gibt nach den Seiten zu einen oder zwei Äste ab, die sich ebenso wie der aufwärts verlaufende Ast mehrfach gabeln und zuletzt zu kleinen traubenförmigen Drüsensäckchen erweitern. Die Ausführgänge der Hinterkopfdrüsen sind

ebenso wie der gemeinsame Ausführgang der Labialdrüsen innen durch einen chitinigen Spiralfaden versteift. In den letzten Aufzweigungen ist die spiralige Versteifung weniger stark und macht in den Drüsensäckchen einem gefältelten Chitinüberzug Platz.

Die Wände der Ausführkanäle werden von einem einschichtigen Drüsenepithel gebildet, dessen Zellen in der Nähe der Drüsensäckchen allmählich an Größe zunehmen und kontinuierlich in die eigentlichen Drüsenzellen übergehen. Nach der Einmündungsstelle der Kanäle in

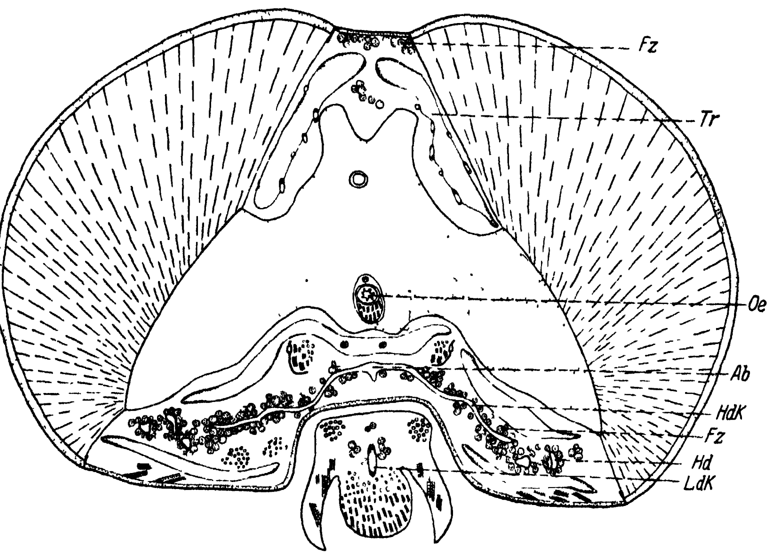


Abb. 19. Schräger Frontalschnitt durch den Kopf einer Drohne. Halbschematisch. Die hier fast ganz sichtbaren Ausführgänge der Hinterkopfdrüsen sind von Fettzellen umgeben. Zwischen den Fettzellen liegen vereinzelt ausgebildete Drüsensäckchen. Pharynxdrüse und Mandibeldrüse sind nicht vorhanden. Vergr. 17fach. *Ab* Einmündung der Hinterkopfdrüsengänge, *Fz* Fettzellen, *HdK* Hinterkopfdrüsenkanal, *Hd* Hinterkopfdrüsensäckchen, *LdK* Labialdrüsenkanal, *Oe* Oesophagus, *Tr* Trachee.

den Labialdrüsenausführgang zu werden sie jedoch immer flacher. Kurz vor der Einmündung konnte ich an der chitinösen Kanalwand Zellen überhaupt nicht mehr feststellen. Über die Zellen der Ausführkanäle und der Drüsensäckchen zieht sich außen eine feine Propria.

Die Hinterkopfdrüse zeigt bei Arbeiterinnen und Königinnen ungefähr den gleichen Bau. Die Wandzellen der Ausführgänge in der Übergangszone zu den Drüsenzellen sind jedoch bei der Arbeitsbiene bedeutend niedriger als bei der Königin (vgl. Abb. 22b und 24). Bei der Drohne ist diese Drüse kaum ausgebildet. Die Ausführgänge zweigen zwar von dem Labialdrüsenausführgang ab (Abb. 19), aber sie sind bei weitem

nicht so lang wie bei der Arbeiterin und verzweigen sich meist auch nicht. Zellen lassen sich an den chitinigen Wänden der Drüsenkanäle nicht erkennen. Um die Kanäle liegen Fettzellen von unregelmäßiger Gestalt und Größe (Abb. 19). Bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Drohnen habe ich zwischen den Fettzellen auch vereinzelt Drüsensäckchen gefunden (Abb. 19 und 20), allerdings immer nur in geringer Anzahl, höchstens sechs jederseits, und zwar stets bei normalen Droh-

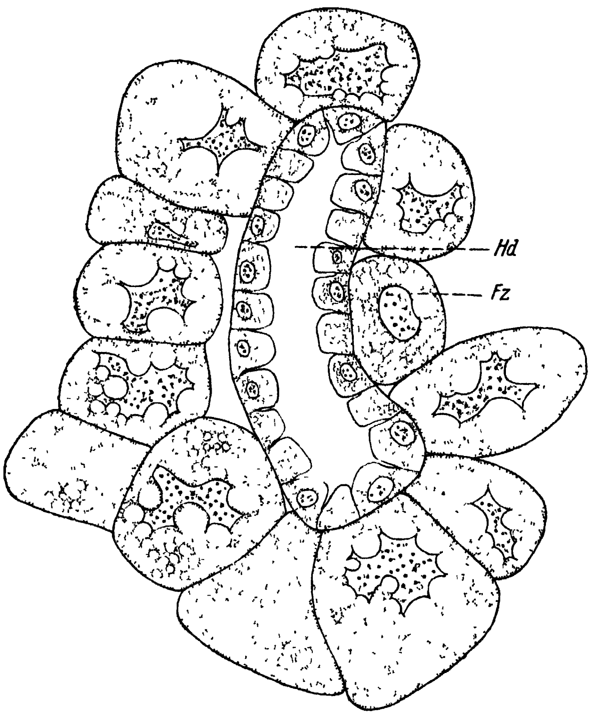


Abb. 20. Schnitt durch ein zwischen Fettzellen eingebettetes Drüsensäckchen der Hinterkopfdrüse einer Drohne. Vergr. 333fach. *Fz* Fettzelle, *Hd* Hinterkopfdrüsensäckchen.

nen und nicht nur wie Schiemenz (1883) bei aus Arbeiterinnenzellen ausgeschlüpften Drohnen. Diese vereinzelt ausgebildeten Drüsensäckchen selbst unterscheiden sich in nichts von denen der Arbeitsbienen (Abb. 20). Schiemenz (1883) gibt an, daß sich über die Fettzellen die Propria hinzieht. Auf Grund meiner Schnittpräparate muß ich dieser Ansicht widersprechen. Denn nur die zwischen die Fettzellen eingebetteten Drüsensäckchen besitzen eine Propria. Auch Heselhaus (1922) konnte diese Meinung von Schiemenz nicht bestätigen, aber er vermochte keine sichere Entscheidung zu treffen. — Durch Behand-

lung mit Osmiumsäure läßt sich nachweisen, daß in den bei der Drohne vereinzelt vorkommenden Drüsensäckchen Secret vorhanden ist, wie auch schon SCHIEMENZ (1883) festgestellt hatte. Trotz dieses Befundes muß jedoch den Hinterkopfdrüsen der Drohne normaliter eine funktionelle Bedeutung abgesprochen werden.

b) Histologie.

Bei der ausschlüpfenden Arbeiterin sind die Drüsenzellen mit einem feinkörnigen Plasma erfüllt. In den einschichtigen Wänden der Drüsensäckchen berühren sich die Zellen meist nur in ihrem der Propria an-

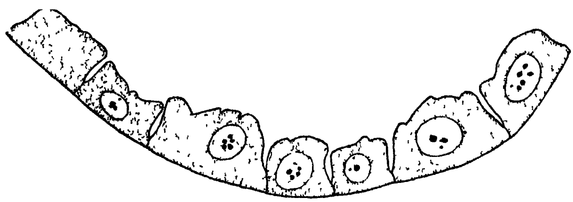


Abb. 21. Schnitt durch eine Säckchenwand der Hinterkopfdrüse einer Arbeitsbiene. Vergr 560fach.

liegenden Teil, während sie nach dem Innern des Säckchens zu etwas auseinanderweichen (Abb. 21). Der Kern ist kugelig bis oval. Er enthält zwei bis fünf größere Chromatinkörnchen (Abb. 21 und 22). Größenveränderungen der Zellen im Zusammenhang mit dem fortschrei-

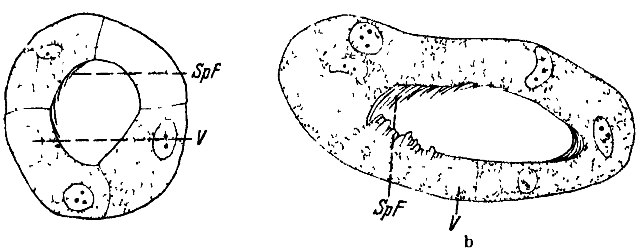


Abb. 22a und b. Schnitte durch die Übergangszone zwischen Drüsensäckchen und Ausführkanal der Hinterkopfdrüse einer Nektarsammlerin Schwache Vacuolenbildung in den Zellen. Vergr. 560fach. *SpF* Spiralfaden, *V* Vacuole.

tenden Alter der Bienen, wie sie bei der Pharynx- und Mandibeldrüse auftreten, kommen bei der Hinterkopfdrüse nicht vor. Nur in seltenen Fällen waren bei sehr alten Bienen die Drüsenzellen etwas kleiner geworden. Die auftretenden histologischen Veränderungen betreffen immer nur eine geringere Zahl von Zellen und nicht, wie bei den beiden anderen Kopfdrüsen, die Gesamtheit aller Drüsenzellen. Während bei ausschlüpfenden Bienen die Zellkerne fast durchweg die gleiche Größe

besitzen, kann diese bei älteren Bienen etwas variieren. Zuweilen enthält auch der Kern statt der zwei bis fünf Chromatinkörnchen nur ein

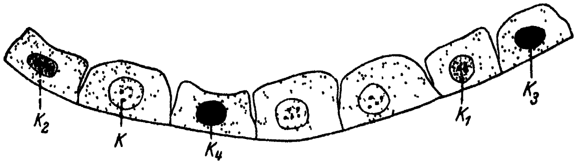


Abb. 23. Schnitt durch die Wand eines Drüsensäckchens der Hinterkopfdrüse einer alten Sammelbiene Kernveränderungen als Alterserscheinungen. Vergr. 560fach *K* Kern (normal), K_{1-4} Übergangsstufen von normalen zu pyknotischen Kernen.

einziges sehr großes Chromatinstück. Derartige Abweichungen treten jedoch nur vereinzelt auf und lassen keine Beziehungen zu irgendeiner Altersstufe oder Tätigkeit erkennen. Dagegen zeigen die Drüsen sehr alter Sammelbienen neben normalen Kernen mit zwei bis fünf Chromatinstücken zuweilen Kerne, die ganz mit kleinen schwarzen Körnchen (nach HEIDENHAIN-Färbung) angefüllt sind (Abb. 23). Es sind in dem gleichen Drüsensäckchen oft alle erdenklichen Übergangsstufen zwischen den normalen und diesen schwarzen Kernen vorhanden. Ich halte die schließlich vollständige Schwarzfärbung der Zellkerne für eine Absterbeerscheinung der betreffenden Zellen (pyknotische Erscheinung).

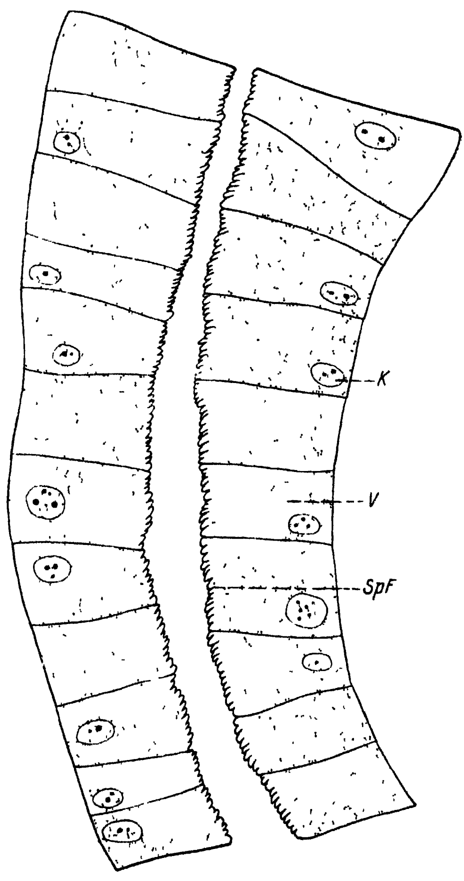


Abb. 24. Schnitt durch vacuolisierte Zellen des Hinterkopfdrüsenkanals einer Königin. Vergr. 560fach. *K* Kern, *SpF* Spiralfaden, *V* Vacuole.

In zwei Fällen habe ich bei älteren Bienen (Nektarsammlerinnen) Vacuolen in der Grenzzone zwischen den eigentlichen Drüsensäckchen und den stärker chitinisierten Ausführgängen gefunden.

Auch hier waren nur wenige Zellen der gesamten Drüse vacuolisiert. Dagegen zeigte sich in einer Schnittserie durch die Hinterkopfdrüse einer über 1 Jahr alten Königin, daß fast sämtliche Zellen der Ausführgänge mehr oder minder stark mit Vacuolen erfüllt waren (Abb. 24). Die eigentlichen Drüsensäckchen wiesen keine Vacuolen auf. In allen Fällen zeigten die Vacuolen im Schnittpräparat keinen Inhalt. Bei einer zweiten gleichaltrigen Königin waren in den Zellen keine Vacuolen vorhanden.

c) Physiologie.

Das Secret der Hinterkopfdrüse ist stark fetthaltig. Nach Fixierung mit Osmiumsäuregemischen bleibt es auf Schnitten zuweilen in geringen Spuren erhalten. Es ist annähernd neutral. Die mit destilliertem Wasser hergestellten Drüsenextrakte zeigten einen p_H-Wert von 5,8—6,0. Diese Werte entsprechen denen des jeweilig benutzten destillierten Wassers. Die Methode, Farbumschlagindikatoren in der Drüse aufzulösen, führte nicht zum Ziel, weil ein Herauspräparieren der Hinterkopfdrüse ohne Benutzung von Flüssigkeiten nicht möglich war.

Nach verschiedenen Autoren (Schiemenz 1883, Schönfeld 1887, Jordan 1913, Zander 1922) soll das Secret beim Saugakt eine Rolle spielen und vielleicht ein Verkleben der Haare des Rüssels verhindern. Heselhaus (1922), dessen Meinung sich auch Evenius (1926) anschließt, glaubt, daß das Secret dem Wachs beigemischt wird, und daß infolgedessen die Hinterkopfdrüsen bei Arbeiterinnen und Königinnen verschiedene Funktion haben. Für diese Ansicht spricht einmal die fettige Beschaffenheit des Secrets und — bei eingezogener Zunge — die Lage der Mündung am Zungenrand zwischen den Mandibeln, wo das Wachskauen stattfindet. Auch die Tatsache, daß bei der Drohne, die ja kein Wachs kaut, die Drüse nur sehr schwach ausgebildet und offenbar funktionslos ist, steht mit der Ansicht von Heselhaus im Einklang. Für sie spricht ferner, daß unter den Hymenopteren nur die wachsverarbeitenden, die Bienen und Hummeln sehr stark entwickelte Hinterkopfdrüsen besitzen. Es muß allerdings auch hier erwähnt werden, daß durch die Bewegungen der Mandibeln beim Wachskauen sehr wahrscheinlich auch Mandibeldrüsensecret dem Wachs zugefügt wird. —

Invertase, Diastase und Protease werden von den Hinterkopfdrüsen nicht erzeugt. Bei keiner Altersstufe ließen sich diese Fermente nachweisen. Wenn die Extrakte der Hinterkopfdrüse bei der Invertaseprüfung mit Fehlingscher Lösung zuweilen einen sehr schwachen Niederschlag gaben, so lag das wohl daran, daß sich die Pharynxdrüsen nur selten ganz unversehrt herauspräparieren ließen und etwas ausgetretenes

Secret dieser Drüse die schwach positive Invertasewirkung verursachte. Für diese Erklärung spricht, daß die schwache reduzierende Wirkung ausblieb, wenn die Hinterkopfdrüsen von Tieren mit unentwickelten Pharynxdrüsen stammten.

Auf Grund der histologischen Verhältnisse läßt sich feststellen, daß die Hinterkopfdrüsen anscheinend während der ganzen Lebenszeit der Bienen in Funktion sind. Dies ist auch auf andere Art zu erweisen. Secret, das sich mit Osmiumsäure leicht nachweisen läßt, ist außer bei ausschlüpfenden Bienen auf jeder Altersstufe und bei Tieren jeder Tätigkeit stets zu finden. Die Drüsen von 1—2 Tage alten Arbeiterinnen geben oft nur eine schwache oder gar keine Schwärzung mit Osmiumsäure. Hiermit stimmt überein, daß die Drüsensäckchen ausschlüpfender und 1—2 Tage alter Bienen kaum ein Lumen aufweisen, während sich ein solches bei älteren Tieren — und zwar wohl infolge des inzwischen gebildeten Secrets — stets zeigt. Bei einzelnen älteren Bienen blieb die Schwärzung durch Osmiumsäure aus, und zuweilen trat sie nur bei einigen Drüsensäckchen auf, während andere, an dem gleichen Ausgang sitzende Säckchen vollkommen klar blieben. Beispielsweise zeigten eine 9 und eine 18 Tage alte Arbeiterin keine Schwärzung, während andere Tiere gleichen Alters, die an demselben Tage untersucht wurden, so viel Secret in den Drüsensäckchen enthielten, daß diese sich mit Osmiumsäure vollkommen schwarz färbten. Bei einer Wachsarbeiterin blieb die Schwärzung ebenfalls aus, während fünf andere, gleichzeitig untersuchte Baubienen sie sehr stark zeigten. Es ließ sich also kein Zusammenhang zwischen dem Ausbleiben der Schwärzung und irgendeiner Altersstufe oder Tätigkeit eindeutig feststellen. Bei sehr alten Bienen enthielten in zwei Fällen nur einige Drüsensäckchen Secret, während die anderen frei davon waren. Sämtliche weiter untersuchten alten Bienen (etwa zehn) wiesen dagegen in allen Drüsensäckchen Secret auf. Die Drüsen von Tieren, die nur mit Zuckerwasser gefüttert wurden, zeigten keine Abweichungen von denen normaler Tiere und enthielten stets Secret.

Die morphologischen und histologischen Befunde beweisen also, daß die Hinterkopfdrüse während des ganzen Lebens von Arbeiterin und Königin in Funktion ist. Die schwache Ausbildung bei der Drohne läßt den Schluß zu, daß diesem Teil der Labialdrüsen bei Königin und Arbeiterin für deren Tätigkeit im Stock wesentliche Aufgaben zufallen. Es ist bei Arbeiterinnen außer an eine Bedeutung für das Putzen der Zellen vor allem an eine solche für die Wachsbearbeitung zu denken. Denn, wie schon bei der Mandibeldrüse erwähnt wurde, unterscheidet

sich nach Jaubert (1927 und 1929) verarbeitetes Wachs von dem frisch ausgeschwitzten. Diese Unterschiede sind meines Erachtens entweder auf ein Secret der Mandibeldrüse oder eines der Hinterkopfdrüse oder beider zurückzuführen. Voraussetzung für die Annahme, daß die Hinterkopfdrüse bei der Wachsverarbeitung eine Rolle spielt, ist jedoch, daß man der Drüse außerdem noch eine weitere Aufgabe zuschreibt. Diese Funktion käme dann für die gut ausgebildete und gelegentlich stärker vacuolisierte Hinterkopfdrüse der Königin, die ja kein Wachs verarbeitet, und in geringerem Grade auch für die Arbeitsbiene in Betracht. Es würde sich hierbei um die Produktion von Stoffen handeln, die für die individuelle Ernährung wesentlich sind; denn ich halte es für unwahrscheinlich, daß die Funktion nur darin bestehen sollte, ein Verkleben der Zunge zu verhindern.

III 2. Die Thoraxdrüse.

a) Morphologie.

Beim Übergang aus dem Kopf in den Thorax zeigen die Thoraxdrüsenkanäle ein eigentümliches Verhalten. Wie Brocher (1923) bei *Sphinx convolvuli* und neuerdings Freudenstein (1928) bei *Apis mellifica* nachgewiesen haben, dringen Nerven und Aorta zuweilen in Tracheenräume ein. Auch beim Übergang vom Kopf zum Thorax sind bei der Biene Aorta und Bauchmark von einer Tracheenhülle umschlossen. Abb. 25a zeigt (unten bei *E*), wie in den Tracheensack, der die Commissur des Unterschlundganglions mit dem ersten Thoraxganglion umgibt, außerdem der noch unverzweigte Thoraxdrüsengang caudalwärts eindringt. Er gabelt sich dann innerhalb der Tracheenhülle (Abb. 25b, *G*), und jeder der beiden Kanäle verläßt nach einer kurzen Strecke wieder die Tracheenhülle (Abb. 25c und d). Auf Abb. 25a (neben dem Bauchmark) erscheint der Thoraxdrüsengang schon gegabelt. Dies rührt daher, daß die beiden Äste kurz nach der Aufspaltung fast rechtwinklig in caudaler Richtung abbiegen. Der unverzweigte Gang kommt nahezu senkrecht auf die Längsachse der Commissur zu. Nach seiner Aufspaltung verlaufen die beiden Äste ein kurzes Stück parallel zur Längsachse und wenden sich dann wieder von dem Bauchmark in spitzem Winkel aufwärts dem Oesophagus zu. Die beiden in den Thorax eingetretenen Kanäle verlaufen zunächst unterhalb und seitlich vom Oesophagus hin. Sie dringen dann erneut in eine Tracheenhülle ein, und zwar in die, welche die Aorta umschließt (Abb. 25e und f). Sie verlassen diese Hülle bald wieder, liegen aber deren Außenwand auch dann noch an, wenn sie sich zu Reservoiren erweitert haben.

Von dem Reservoir zweigen zwei Äste ab. Der längere läuft am Oesophagus entlang, während sich der kürzere zwischen die vordere

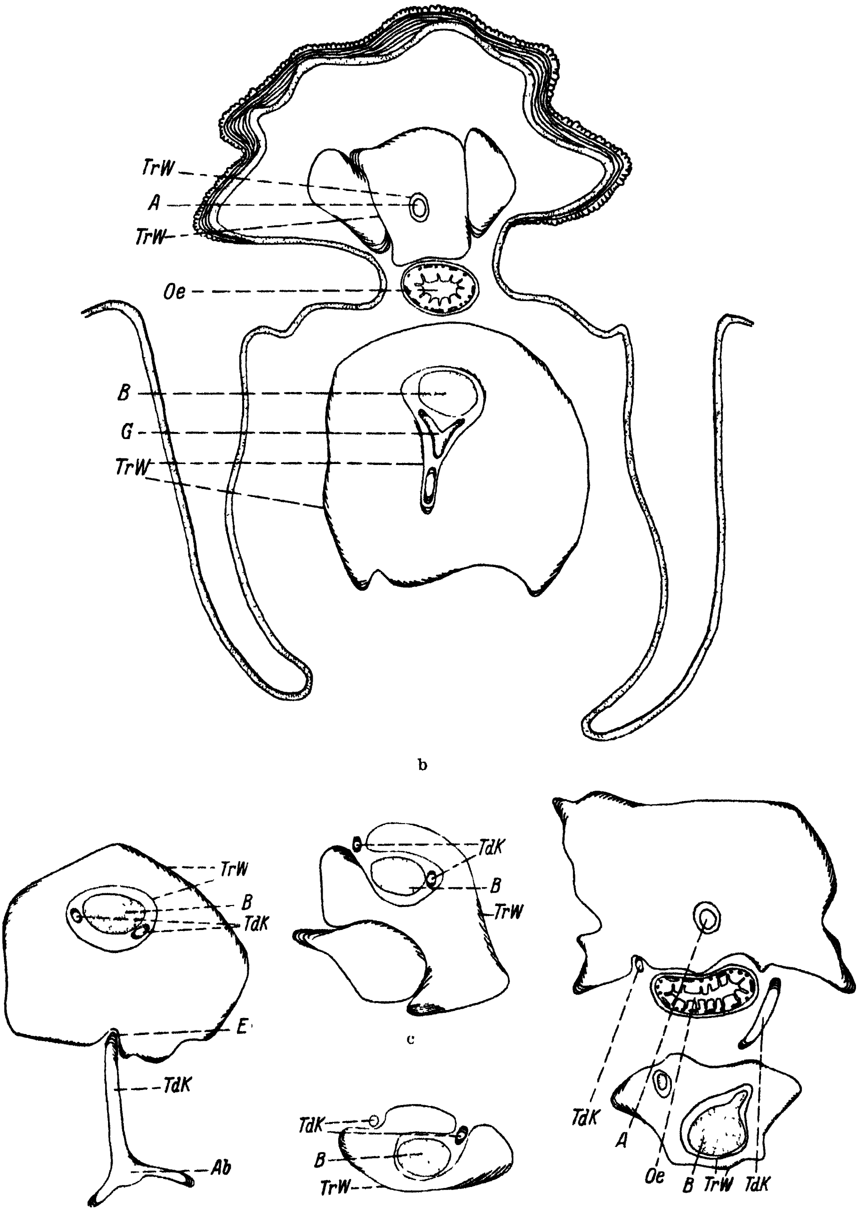


Abb. 25 a—e. Erklärung S. 180.

Thoraxwand und die Flugmuskulatur erstreckt. Außer diesen beiden Hauptästen gehen noch mehrere kleinere Äste von dem Reservoir ab. Alle diese Äste verzweigen sich in eine große Anzahl von Schläuchen. Die

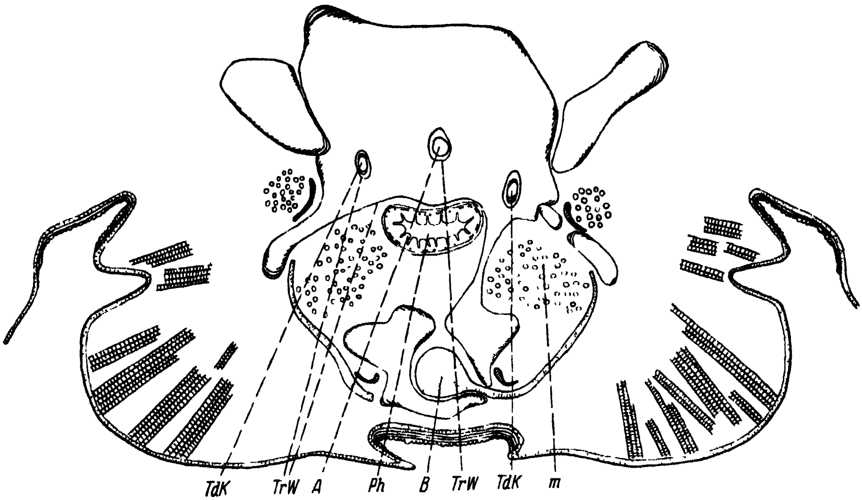


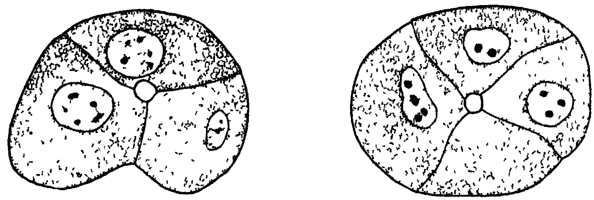
Abb. 25a–f Schräg geführte Frontalschnitte durch die untere Kopfkapsel und den Prothorax einer Arbeitsbiene. Eintritt der Ausführgänge der Thoraxdrüsen in die Tracheenhüllen um Bauchmark und Aorta (Erklärung im Text). Vergr. 55fach. *A* Aorta, *Ab* Einmündung der Hinterkopfdrüsenkanäle, *B* Bauchmark, *E* Eindringen des Thoraxdrüsenkanals in einen Tracheensack. *G* Gabelung des Thoraxdrüsenganges. *m* Muskulatur, *Oe* Oesophagus, *TdK* Thoraxdrüsenkanal, *TrW* Tracheenwand.

Ausführgänge der Thoraxdrüsen sind ebenso wie die der Hinterkopfdrüsen durch einen chitinigen Spiralfaden versteift, der sich auch in die eigentlichen Drüsenschläuche fortsetzt, wo allerdings die Spiralen weniger regelmäßig angeordnet sind und zuweilen weit auseinandergezogen erscheinen.

b) Histologie.

Die Wände der Ausführkanäle und der Drüsenschläuche werden von einem einschichtigen Epithel gebildet, das außen von einer zarten Propria umkleidet ist. In den Ausführgängen sind die Zellen sehr niedrig und enthalten kleine ovale Kerne. Anzeichen einer Secretionstätigkeit sind an ihnen nicht festzustellen. Eine scharfe Grenze zwischen den Zellen der Ausführgänge und denen der eigentlichen Drüsenschläuche läßt sich nicht ziehen. Die Zellen der Kanäle werden allmählich größer und gehen dadurch kontinuierlich in die der Schläuche über. Die histologischen Verhältnisse sind fast die gleichen wie bei der Hinterkopfdrüse. Die Zellen enthalten ein feinkörniges Plasma. Die Kerne sind

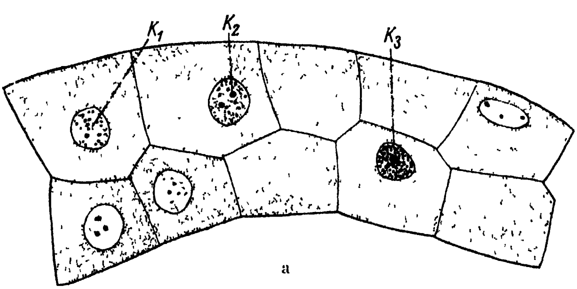
meist kugelig und besitzen zwei bis fünf größere Chromatinkörnchen (Abb. 26a und b). Die Größe der Drüsenzellen ist bei allen Altersstufen die gleiche. Auch Zahl und Umfang der Chromatinstücke ändern sich nicht. Während bei ausschlüpfenden Bienen die Zellkerne annähernd



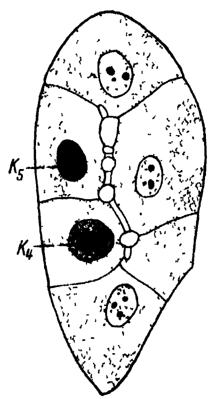
a b

Abb. 26a und b Querschnitte durch Drusenschläuche der Thoraxdrüse. Vergr. 560fach

von gleicher Größe sind, treten bei älteren Bienen in den Schläuchen vereinzelt auch sehr kleine Kerne auf. Ihr Vorkommen steht nicht mit einer eng begrenzten Altersstufe in Beziehung. Sie wurden bei Bienen jeder Tätigkeit gefunden. Bei alten Bienen finden sich neben normalen Kernen auch wieder solche, die mit zahlreichen schwarzen Körnchen er-



a



b

Abb. 27a und b. Langsschnitte durch Drusenschlauche der Thoraxdrüse alter Sammelbienen. Kernveranderungen als Alterserscheinungen. Vergr. 560facn. K Kern (normal), K_{1-5} Übergangsstufen vom normalen Kern zu pyknotischen Kernen.

füllt sind. Im Extrem wird der Kern vollständig schwarz und läßt keine Struktur mehr in seinem Innern erkennen (Abb. 27a und b). Auch hier handelt es sich meines Erachtens wie bei den schwarzen Kernen der Hinterkopfdrüse um pyknotische Erscheinungen. — Die aus Zuckerfütterungsversuchen stammenden Tiere zeigen neben normalen Tieren keinerlei Abweichung in den histologischen Verhältnissen.

c) Physiologie.

Das Secret der Drüse ist eine klare Flüssigkeit. Die Extrakte der Drüsen zeigen wie die der Hinterkopfdrüsen einen p_H-Wert, der dem des benutzten destillierten Wassers entspricht. Durch Auflösung von Farbindikatoren in der freigelegten Drüse ergibt sich, daß ihr p_H-Wert zwischen 7 und 6,3 liegt (Tabelle 2). Die Drüsen reagieren also nahezu neutral, und zwar auf allen Altersstufen.

Die auf S. 170 beschriebene Wirkungsweise des Ausführungsmechanismus legt nahe, die Thoraxdrüsen ebenso wie die Hinterkopfdrüsen zum Saugakt in Beziehung zu setzen. Demgemäß schreiben ihr die meisten Autoren (Heselhaus 1922, Zander 1922, Snodgrass 1925, Evenius 1926 u. a.) neben dem Feuchthalten der Zunge die Aufgabe zu, festgewordenen Zucker durch Abscheidung von Secret aufzulösen. Die von Schönfeld (1887) vertretene Ansicht, daß die Drüse die Fermente zur Honigbereitung liefere, hat als bloße Hypothese wenig Anklang gefunden. Invertase, Diastase und Protease konnte ich auch in den Extrakten der Thoraxdrüse bei keiner Altersstufe nachweisen. Als Fermenterzeuger und damit für die Honigbereitung kommt die Drüse also nicht in Frage. Obwohl der Secretionsmodus nicht so deutlich zu erkennen ist wie bei der Pharynxdrüse, scheinen die histologischen Verhältnisse darauf hinzudeuten, daß die Thoraxdrüse sich während des ganzen Lebens in Funktion befindet. Da die Thoraxdrüse neben der Pharynxdrüse die umfangreichste Drüse im Bienenkörper ist, muß ihr wohl eine bedeutende Rolle im Leben der Bienen zugeschrieben werden. Es ist deshalb meines Erachtens unwahrscheinlich, daß dieses mächtige Organ nur zum Feuchthalten der Zunge und zum Auflösen von Zucker dienen soll. Die gleichmäßige Ausbildung und lebenslängliche Tätigkeit bei allen drei Bienenwesen läßt den Schluß zu, daß ihr Secret ein für die individuelle Ernährung von Arbeitsbiene, Königin und Drohne gleich wichtiges Produkt darstellt. Weitere Erforschung der Ernährungsphysiologie der Honigbiene und die mikrochemische Analyse müssen uns auch hier erst die nötige Aufklärung bringen.

D. Zusammenfassung.

1. Pharynxdrüse (Schlunddrüse).

Die Drüse ist nur bei der Arbeitsbiene funktionsfähig ausgebildet. Sie kann ihre Secretionstätigkeit in schwachem Ausmaß bei einzelnen Bienen schon vor deren Ausschlüpfen beginnen. Ebenso kann der Höhepunkt der Drüsentätigkeit von einzelnen Tieren schon im Verlauf des 3. Tages erreicht werden und nicht erst, wie bisher angenommen wurde,

am 6. Tage. Im Durchschnitt stimmen jedoch die Entwicklungsdaten, die Rösch (1925) und Komarow (1929) für die ersten 6 Lebenstage geben, mit meinen Befunden überein. Die Drüsen können bei Tieren aus normalen Völkern jedoch bedeutend länger (über 48 Tage) in Funktion bleiben, als es bisher angenommen wurde. Zu jeder Jahreszeit finden sich im Stock Bienen mit tätigen Pharynxdrüsen. Die p_H-Werte der Drüsen schwanken zwischen 4,6 und 5,0. Sie sind bei allen Altersstufen annähernd gleich und nicht vom Ausbildungsgrad der Drüse abhängig. Außer der Futtersafterzeugung kommt den Pharynxdrüsen noch die Aufgabe zu, die Fermente zur Honigbereitung zu liefern. Wahrscheinlich stammen auch die im Honig als Produkt des Tierkörpers enthaltenen Stickstoffverbindungen aus der Pharynxdrüse. — Nur die Pharynxdrüse erzeugt Fermente. Denn bei den anderen Drüsen der Honigbiene lassen sich auf keiner Altersstufe Invertase und Diastase nachweisen. In der Pharynxdrüse sind diese beiden Fermente in einer ihrem Ausbildungsgrad entsprechenden Stärke vorhanden. Protease wird von keiner der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene erzeugt. Im Gegensatz zu Evenius (1926) konnte ich sie weder in den Drüsen noch in ganzen Köpfen irgendeiner Altersstufe nachweisen. Die Invertase des Mitteldarms wird nicht von den Pharynxdrüsen, sondern wie Diastase und Protease vom Darm selbst erzeugt.

Anormale Bedingungen können die Pharynxdrüse weit über die normale Zeit hinaus (über 78 Tage) in Funktion erhalten. — Tiere, die nur mit Zuckerwasser oder einem der üblichen Pollenersatzmittel (Mehl, Stärke) gefüttert werden, zeigen keine Fermente in den Drüsen. Ebenso weist das von ihnen verarbeitete Zuckerwasser keine Fermente auf. Bei alleiniger Zuckerwasserfütterung behalten ausschlüpfende Bienen nur 8—10 Tage die Fähigkeit, die Pharynxdrüse durch nachträgliche Pollenfütterung zur Funktion zu bringen. Bei Fütterung von Zuckerwasser und Caseinlösung treten die Drüsen zwar nicht in Tätigkeit, aber es läßt sich in ihnen eine schwache Invertasewirkung nachweisen. Zurückgebildete Drüsen werden durch Pollenernährung nicht zu erneuter Tätigkeit gebracht. Auch bei pollenfreier Ernährung vermögen Tiere, deren Pharynxdrüsen in Tätigkeit sind, diese kurze Zeit — in Ausnahmefällen bis zu 21 Tagen — in Funktion zu erhalten.

2. Mandibeldrüse (Kauladendrüse).

An den Zellen der Mandibeldrüse treten mit zunehmendem Alter der Bienen Veränderungen auf, die sich in einer Größenabnahme der Zellen, des Zellkerns und der in diesem enthaltenen gröberen Chromatinkörnchen äußern. Die Größenabnahme ist in den ersten 14 Lebens-

tagen der Biene am stärksten. Bis zum Lebensende schreitet sie dann allmählicher fort. Zuweilen treten individuelle Schwankungen bezüglich der Reduktion der Zellen auf. Es lassen sich daher aus dem Zustand der Mandibeldrüse ebenso wie bei der Pharynxdrüse nur ungefähre Schlüsse auf das Alter der Bienen ziehen. In den Zellen der Mandibeldrüse treten Vacuolen auf, und zwar am häufigsten bei solchen Tieren, deren Drüsen schon etwas zurückgebildet sind und nur noch eine mittlere Zellhöhe aufweisen. Der Kern ändert im Zusammenhang mit der Vacuolenbildung zuweilen seine Gestalt. Im Plasma der Zellen finden sich bei manchen Tieren Körnchen, die dasselbe Aussehen zeigen wie die gröberen Chromatinstücke der Kerne. In der Umgebung der Secretkanälchen weist das Plasma bei jungen Bienen häufig eine stärkere Färbbarkeit auf. Secret ist in den Mandibeldrüsen bei Tieren jeden Alters und jeder Tätigkeit zu finden. Es ist stark sauer ($p_H = 4{,}6$—$4{,}8$). Die Wasserstoffionenkonzentration ist auch bei der Mandibeldrüse auf allen Altersstufen die gleiche. Eine künstliche Verlängerung der Tätigkeit der Pharynxdrüse wird auch von einer langsameren Größenabnahme der Mandibeldrüsenzellen begleitet. Tiere, die nach dem Schlüpfen nur mit Zuckerwasser gefüttert werden, zeigen eine schnelle Reduktion der Drüse, so daß schon nach 8—10 Tagen der gleiche Funktionszustand wie bei alten Bienen erreicht ist. Es findet sich jedoch auch bei solchen Tieren stets Secret in der Drüse.

Bei der Königin ist die Mandibeldrüse besonders umfangreich ausgebildet. Bei Arbeitsbienen entfaltet sie ihre Tätigkeit in den ersten 14 Lebenstagen. Bei Drohnen ist sie funktionslos. Ich vermute, daß das Secret der Mandibeldrüse die Nahrung (Pollen) in einer spezifischen Weise für den Aufbau und die Funktionserhaltung bestimmter Organe der Königin (Ovarien) und der Arbeiterin (Pharynxdrüsen, Wachsdrüsen) beeinflußt. Gegen eine Beteiligung der Mandibeldrüse an der Wachsverarbeitung spricht die Tatsache, daß sie bei der Königin, die ja kein Wachs kaut, umfangreicher ausgebildet ist als bei der Arbeiterin. Das Öffnen und Schließen der Drüsenöffnung bei Kaubewegungen der Mandibeln spricht allerdings für die Möglichkeit, daß dem Wachs Mandibeldrüsensecret beigemischt wird.

3. Labialdrüsen (Lippendrüsen).

a) Hinterkopfdrüse.

Die Ausführkanäle der Hinterkopfdrüsen werden bei der Drohne immer angelegt. Es finden sich meist auch vereinzelte Drüsensäckchen mit Secret. Der Drüse ist jedoch bei der Drohne die Funktionsfähigkeit abzusprechen. Bei Königin und Arbeiterin zeigt die Drüse bis auf geringe Abweichungen den gleichen Bau. Die Zellen der Hinterkopf-

drüsensäckchen besitzen auf allen Altersstufen durchweg die gleiche Größe und dieselben histologischen Verhältnisse. Nur bei alten Bienen finden sich neben normalen Kernen mit zwei bis fünf Chromatinstückchen häufig solche, die durch zahlreiche kleine Körnchen mehr oder weniger dunkel, im Extrem schwarz gefärbt erscheinen. Es handelt sich meines Erachtens um pyknotische Kerne. In den Wandzellen der Ausführgänge treten zuweilen Vacuolen auf, bei der Arbeiterin spärlicher als bei der Königin. Bei letzterer sind die Wandzellen der Kanäle bedeutend größer als bei der Arbeitsbiene. Die Drüsen reagieren auf allen Altersstufen annähernd neutral. Es wurde bei Tieren jeden Alters und jeder Tätigkeit ein fetthaltiges Secret gefunden. Nur in seltenen Fällen wiesen die Drüsen kein Secret auf. Die morphologischen und histologischen Befunde deuten darauf hin, daß die Hinterkopfdrüse während der ganzen Lebenszeit der Arbeitsbiene und Königin in Funktion bleibt. Bei der Arbeiterin erzeugt sie wahrscheinlich Stoffe für die Wachsbearbeitung und die Einspeichelung der Zellen bei der Reinigung. Die gelegentlich stärker auftretende Vacuolisierung in einem Drüsenteil (Ausführkanal) bei der Königin muß dann jedoch als Begründung für die Annahme einer weiteren, speziell für die Ernährung von Königin und Arbeiterin bedeutsamen Funktion ausreichen, da die Königin ja nicht an der Wachsbearbeitung beteiligt ist.

b) Thoraxdrüse.

Beim Übergang vom Kopf zum Thorax durchdringen die Thoraxdrüsenkanäle die Tracheenhüllen, welche die Aorta und das Bauchmark umgeben. Die Drüsenschläuche zeigen bei allen drei Bienenwesen und auf allen Altersstufen fast die gleichen histologischen Verhältnisse. Auch in den Zellen dieser Drüse finden sich bei alten Tieren zuweilen Kerne mit zahlreichen schwarzen Körnchen. Ihr Auftreten ist als Absterbeerscheinung anzusprechen. Die Drüse reagiert auf allen Altersstufen annähernd neutral (p_H zwischen 6,3 und 7). Die histologischen Verhältnisse sprechen für eine lebenslängliche Tätigkeit der Drüse. Das Secret der Thoraxdrüse stellt meines Erachtens ein für die individuelle Ernährung aller drei Bienenwesen bedeutsames Produkt dar.

Von den drei Drüsensystemen in Kopf und Thorax der Honigbiene darf also die Pharynxdrüse in ihrer mehrfachen Funktion der Futtersaftbereitung und der Erzeugung der im Honig enthaltenen Fermente Invertase und Diastase und der aus dem Bienenkörper stammenden Stickstoffverbindungen die größte Bedeutung für sich in Anspruch nehmen. Hinsichtlich der Mandibeldrüse und der Labialdrüsen konnte ein

abschließendes Resultat nicht gewonnen werden. Die endgültige Beantwortung der Frage nach der Bedeutung dieser Drüsen muß weiteren Forschungen über die Ernährungsphysiologie der Honigbiene und insbesondere mikrochemischen Analysen des Secrets vorbehalten bleiben.

E. Tabellen.

Tabelle 1. Zustand der Pharynxdrüsen bei Tieren verschiedenen Alters und verschiedener Tätigkeiten, die aus normalen Stöcken stammen. (Erklärung im Text.)

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Beobachtete Tätigkeit	Anzahl d. untersuchten Tiere	Stadium I	Stadium II	Stadium III	Stadium IV
1	31. VIII. 1928	6—7	Brutpflege	8	8			
2	22. VIII. 1929	8—9	»	10	10			
3	23. VII. 1928	9—10	»	10	9	1		
4	28. VIII. 1929	9—10	»	12	10	2		
5	27. VII. 1928	12—14	zum Teil	12 } 67	7 } 41,8 %	5 } 37,2 %	} 13,5 %	} 4,5 %
6	27. IV. 1930	17—18	Brutpflege	10	4	4	2	
7	15. IX. 1928	16—20	»	12	7	5		
8	26. IV. 1930	23—24	»	15	6	4	3	2
9	22. IX. 1928	21—27	?	12	4	5	3	
10	11. VIII. 1929	28—29	?	6	2	2	1	1
11	22. VIII. 1929	37—38	?	8 } 36	2 } 19,4 %	3 } 36,2 %	2 } 25 %	1 } 19,4 %
12	27. VIII. 1929	40—43	?	8	1	2	3	2
13	1. IX. 1929	44—45	z. T. Sammelb.	10	—	5	2	3
14	5. IX. 1929	48—49	»	10	4	3	2	1
15	28. VIII. 1928	?	Pollensamml.	8 } 23	2 } 21,8 %	3 } 43,4 %	2 } 17,4 %	1 } 17,4 %
16	28. VIII. 1929	?	»	15	3	7	2	3
17	28. VIII. 1928	?	Nektarsamml.	8 } 25	1 } 16 %	2 } 32 %	3 } 24 %	2 } 28 %
18	28. VIII. 1929	?	»	10	3	5	1	1
19	28. VIII. 1928	?	Wassersamml.	7	—	1	2	4
20	26. I. 1929	?	Winterbienen	18 } 54	1 } 5,6 %	6 } 33,6 %	3 } 18,5 %	8 } 42,3 %
21	28. I. 1929	?	»	11	1	4	2	4
22	5. III. 1929	über 180	»	16	1	4	3	8
23	26. III. 1929	» 200	»	5	—	2	1	2
24	4. V. 1929	» 240	überwinterte B.	4	—	2	1	1
25	20. I. 1930	?	Winterbienen	10 } 40	1 } 12,5 %	5 } 57,5 %	2 } 12,5 %	2 } 17,5 %
26	4. II. 1930	?	»	10	1	6	1	2
27	5. II. 1930	?	»	10	1	7	1	1
28	27. III. 1930	?	»	10	2	5	1	2

Tabelle 2a. p_H-Werte der Drüsenextrakte (Bestimmung mit der Indikatorendauerreihe nach MICHAELIS), je zwei Bestimmungen.

	Pharynx-drüse		Mandibel-drüse		Hinterkopf-drüse		Thorax-drüse	
Bienen, die kurz vor d. Ausschlüpfen stehen	4,8	4,6	4,7	4,7	6,0	6,0	6,0	6,0
Ausschlüpfende Bienen	4,9	4,8	4,8	4,7	5,8	5,8	5,8	5,8
10 Tage alte Bienen aus normalen Stöcken	5,0	4,9	4,7	4,6	6,0	6,0	6,0	6,0
Über 30 Tage alte Sammelbienen	4,9	4,9	4,8	4,7	5,8	5,8	5,8	5,8

Tabelle 2b. p_H-Werte der Drüsen (Bestimmung nach SCHMIDTMANN).

	Bromphenolblau		Methylrot		Bromkresolpurp.		Bromthymolblau		p_H-Wert d. Drüse liegt im Intervall
	gelb 3,0	blau 4,6	rot 4,4	gelb 6,0	gelb 5,2	purp. 7,0	gelb 6,0	blau 7,7	
Umschlagspunkt:	4,1		5,1		6,3		7,0		
Pharynxdrüse:									
Ausschlüpfende Bienen	blau		rot		gelb				4,1—5,1
9 Tage alte Bienen	»		»		»				
Nektarsammlerinn.	»		»		»				
Mandibeldrüse:									
Ausschlüpfende Bienen	»		»		»				4,1—5,1
9 Tage alte Bienen	»		»		»				
Sammelbienen . .	»		»		»				
Thoraxdrüse:									
Ausschlüpfende Bienen			gelb		purpur		gelb		6,3—7,0
9 Tage alte Bienen			»		»		»		
Sammelbienen . .			»		»		»		

Tabelle 3. Zusammenstellung der Fermentuntersuchungen.

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Anzahl der Tiere	Herkunft und Tätigkeit, ev. Geschlecht der Tiere	Zustand der Drüsen	Ferment	Pharynxdrüse	Mandibeldrüse	Hinterkopfdrüse	Thoraxdrüse	Ganzer Kopf	Darm
1	31. IX. 1929	0	10	Arbeiterinnen kurz vor dem Schlüpfen gedeckelten Zellen entnommen	Drüsen nicht tätig	Invertase	–	–	–	–		+ + +
						Diastase	–	–	–	–		+ + +
						Protease	–	–	–	–		+ + +
2	4. IX. 1929	0	15	wie Nr. 1	wie Nr. 1	Invertase					–	+ + +
						Diastase					–	+ + +
3	23. VIII 1930	1	10	Arbeiterinnen soeben geschlüpft	» » 1	Invertase	–					+ + +
						Diastase	–					+ + +
4	17. VIII. 1929	1—2	10	Arbeiterinnen	» » 1	Invertase	–					
						Diastase	–					
5	25. III 1930	1—2	15	wie Nr. 4	» » 1	Invertase	–					
						Diastase	–					
						Protease	–					
6	19. VIII. 1929	2—3	10	Arbeiterinnen	Drüsen schwach tätig	Invertase	+	–	–	–		+ + +
						Diastase	+	–	–	–		+ + +
						Protease	–	–	–	–		+ + +
7a	22. VIII. 1929	8—9	10	Brutbienen	sämtlich Stadium I	Invertase	+ + +	–	–	–		+ + +
						Diastase	+ + +	–	–	–		+ + +
						Protease	–	–	–	–		+ + +
7b	22. VIII. 1929	8—9	1	»	» I	Invertase	+ + +					
7c	22. VIII. 1929	8—9	1	»	» I	Diastase	+ + +					

8	27. IV. 1930	17	10	zum Teil Brutbienen	4 I; 4 II; 2 III	Invertase	+ +	–	–	–		
						Diastase	+ +	–	–	–		
						Protease	–	–	–	–		
9	26. IV. 1930	23	15	» » »	6 I; 4 II; 3 III; 2 IV	Invertase	+ +	–	–	–		+ + +
						Diastase	+ +	–	–	–		+ + +
						Protease	–	–	–	–		+ + +
10	1. IX 1929	44–45	10	» » Sammelbienen	5 II; 2 III; 3 IV	Invertase	+	–	–	–		
						Diastase	+	–	–	–		
						Protease	–	–	–	–		
11	5. IX. 1929	48—49	10	» » »	4 I; 3 II; 2 III; 1 IV	Invertase	+ +	–	–	–		+ + +
						Diastase	+ +	–	–	–		+ + +
12	28. VIII. 1929	?	15	Pollensammlerinnen	3 I; 7 II; 2 III; 3 IV	Invertase	+ +	–	–	–		
						Diastase	+ +	–	–	–		
						Protease	–	–	–	–		
13a	20. VIII. 1929	?	10	Nektarsammlerinnen	3 I; 5 II; 1 III; 1 IV	Invertase	+ +	–	–	–		
						Diastase	+ +	–	–	–		
						Protease	–	–	–	–		
13b	20. VIII. 1929	?	10	»		Invertase					+ +	
						Diastase					+ +	
						Protease					–	
14	20. I. 1930	?	10	Winterbienen aus normalem Volk	1 I; 5 II; 2 III; 2 IV	Invertase	+	–	–	–		+ + +
						Diastase	+	–	–	–		+ + +
						Protease	–	–	–	–		+ + +

Anmerkung: + = schwache; + + = mittelstarke; + + + = starke } Fermentwirkung

(Weitere Erklärung im Text)

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Anzahl der Tiere	Herkunft und Tätigkeit, ev. Geschlecht der Tiere	Zustand der Drüsen	Ferment	Pharynx-drüse	Mandibel-drüse	Hinterkopf-drüse	Thorax-drüse	Ganzer Kopf	Darm
15	5. II. 1930	?	10	wie Nr. 14	1 I; 7 II; 1 III; 1 IV	Invertase	+ +	–	–	–		
						Diastase	+ +	–	–	–		
16a	4. II. 1930	?	10	» » 14	1 I; 6 II; 1 III; 2 IV	Invertase	+					+ + +
						Diastase	+					+ + +
16b	4. II. 1930	?	10	» » 14		Invertase					+ +	
						Diastase					+ +	
17a	27. III. 1930	?	10	» » 14	2 I; 5 II; 1 III; 2 IV	Invertase	+ +	–	–	–		
						Diastase	+ +	–	–	–		
17b	27. III. 1930	?	10	» » 14		Invertase					+ +	
						Diastase					+ +	
18a	25. IV. 1930	?	10	Drohnen		Invertase					–	+ + +
						Diastase					–	+ + +
						Protease					–	+ + +
18b	25. IV. 1930	?	15	»		Invertase					–	+ + +
						Diastase					–	+ + +
						Protease					–	+ + +
19	1. V. 1930	?	3	Königinnen		Invertase						+ + +
						Diastase						+ + +
						Protease						+ + +

20a	29. VIII. 1929	über 58	10	Arbeitsb. aus Versuch I	6 I; 2 II; 2 III	Invertase	+ + +	–	–	–	+ + +
						Diastase	+ + +	–	–	–	+ + +
						Protease	–	–	–	–	+ + +
20b	7. IX. 1929	„ 67	10	» » » I	3 I; 5 II; 2 III	Invertase	+ +				
						Diastase	+ +				
20c	18. IX. 1929	„ 78	10	» » » I	5 II; 3 III; 2 IV	Invertase	+				
						Diastase	+				
21	28. VIII. 1929	6	10	Versuchsreihe II, 1. Arbeiterinnen seit dem Ausschlüpfen nur mit Zuckerwasser gefüttert	Drüsen nicht tätig	Invertase	–				
						Diastase	–				
						Protease	–				
22a	24. VIII. 1929	9	10	Vers. II, 2, wie Nr. 21	wie Nr. 21	Invertase	–				+ + +
						Diastase	–				+ + +
						Protease	–				+ + +
22b	24. VIII. 1929	9	10	Vers. II, 3, wie Nr. 21, mit Rohrzucker gefüttert	„ „ 21	Invertase	–				+ + +
						Diastase	–				+ + +
						Protease	–				+ + +
23	1. IX. 1930	16	10	Vers. II, 4, wie Nr. 22b	„ „ 21	Invertase	–				
						Diastase	–				
24	15. VIII. 1929	20	10	Vers. II, 5, wie Nr. 21	„ „ 21	Invertase	–				
						Diastase	–				
25	15. VIII. 1929	23	10	Vers. II, 6, wie Nr. 21	„ „ 21	Invertase	–				+ + +
						Diastase	–				+ + +
						Protease	–				+ + +

Anmerkung: + = schwache, + + = mittelstarke, + + + = starke } Fermentwirkung

(Weitere Erklärung im Text)

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Anzahl der Tiere	Herkunft und Tätigkeit, ev. Geschlecht der Tiere	Zustand der Drüsen	Ferment	Pharynxdrüse	Mandibeldrüse	Hinterkopfdrüse	Thoraxdrüse	Ganzer Kopf	Darm
26	21. VIII. 1929	26	10	Vers. II, 7, wie Nr. 22b	wie Nr. 21	Invertase	–					
						Diastase	–					
27a	2. IX. 1930	12	10	Vers. III, seit dem Schlüpfen nur mit Zuckerwasser und Weizenmehl gefüttert	„ „ 21	Invertase	–					
						Diastase	–					
27b	2. IX. 1930	12	10	Vers. III, wie 27a mit Roggenmehl gefüttert	„ „ 21	Invertase	–					
						Diastase	–					
27c	1. IX. 1930	11	10	Vers. III, wie 27a mit Stärkelösung gefüttert	„ „ 21	Invertase	–					
						Diastase	–					
28a	30. VIII. 1930	9	10	Vers. III, seit dem Schlüpfen nur mit Zuckerwasser und Caseinlösung gefüttert	„ „ 21	Invertase	+					+ + +
						Diastase	–					+ + +
						Protease	–					+ + +
28b	2. IX. 1930	12	10	Desgl.	„ „ 21	Invertase	+					
						Diastase	–					
28c	5. IX. 1930	15	10	Desgl.	„ „ 21	Invertase	+					+ + +
						Diastase	–					+ + +
29a	1. IX. 1930	11	11	Versuchsreihe IV, 1b. Nach dem Schlüpfen 5 Tage nur mit Zuckerwasser, dann 6 Tage mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert	6 I; 3 II; 2 III	Invertase	+ + +					
						Diastase	+ + +					

29b	1. IX. 1930	11	12	Vers. IV, 1c, wie Nr. 29a	4 I; 3 II; 2 III; 3 IV	Invertase Diastase	+ + + +						
30a	2. IX. 1930	16	11	Vers. IV, 2b. Nach dem Schlüpfen 11 Tage Zuckerwasser-, dann 5 Tage Pollenfütterung	5 III; 6 IV	Invertase Diastase	+ –						
30b	7. IX. 1930	21	10	Vers. IV, 2b. Nach 11 tägiger Zuckerwasser-, 10 Tage Pollenfütterung	6 III; 4 IV	Invertase Diastase	+ –						
30c	2. IX. 1930	16	10	Vers. IV, 2c, wie 30a	2 III; 8 IV	Invertase Diastase	+ –						
30d	7. IX. 1930	21	10	Vers. IV, 2c, wie 30b		Invertase Diastase					+ –		
31a	9. IX. 1930	29	15	Vers. IV, 3a, Nach dem Schlüpfen 20 Tage Zuckerwasser-, dann 9 Tage Pollenfütterung	Drüsen nicht tatig	Invertase Diastase	– –					+ + + + + +	
31b	15. IX. 1930	35	15	Vers. IV, 3a, wie 31a, aber 15 Tage Pollenfütterung	wie 31a	Invertase Diastase	– –					+ + + + + +	
32a	9. IX. 1930	29	15	Vers. IV, 3b, wie 31a, jedoch Rohrzuckerfütterung	Drüsen nicht tätig	Invertase Diastase					– –		
32b	15. IX. 1930	35	15	Vers. IV, 3b, wie 31b, jedoch Rohrzuckerfütterung	Desgl.	Invertase Diastase					– –		

Anmerkung: + = schwache, + + = mittelstarke, + + + = starke } Fermentwirkung

(Weitere Erklärung im Text)

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Anzahl der Tiere	Herkunft und Tätigkeit, ev. Geschlecht der Tiere	Zustand der Drüsen	Ferment	Pharynx-drüse	Mandibel-drüse	Hinterkopf-drüse	Thorax-drüse	Ganzer Kopf	Darm
33 a	26. VIII. 1929	9	10	Versuchsreihe V, 2. Nach dem Schlüpfen auf 2 Pollenwaben gehalten	sämtich I	Invertase Diastase	+ + + + + +					
33 b	30. VIII. 1930	10	12	Vers. V, 3, wie Nr. 33 a, jedoch 10 Tage alt	7 I; 3 II; 2 III	Invertase Diastase	+ + + + + +					
33 c	30. VIII. 1930	8	12	Vers. V, 4, wie Nr. 33 a, jedoch 8 Tage alt	3 II; 7 III; 2 IV	Invertase Diastase	+ +					
34	22. V. 1930	?	10	Versuchsreihe VI, 1. Brutbienen, nach 14 tägiger Zuckerwasserfütterung	sämtlich III	Invertase Diastase	+ +					
35 a	9. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 2. Brutbienen, 8 Tage mit Zuckerwasser gefüttert	6 I; 4 II	Invertase Diastase	+ + + + + +					
35 b	16. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 2. Brutbienen, 15 Tage mit Zuckerwasser gefüttert	3 I; 3 II; 1 III; 3 IV	Invertase Diastase	+ + + +					
35 c	20. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 2. Brutbienen, 19 Tage Zuckerwasserfütterung	2 I; 5 II; 3 III	Invertase Diastase	+ + + +					
36 a	9. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 3. Brutbienen, 8 Tage mit Rohrzucker gefüttert	4 I; 3 II; 3 III	Invertase Diastase	+ + + +					

36 b	16. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 3. Brutbienen, 15 Tage mit Rohrzucker gefüttert	2 I; 4 II; 3 III; 1 IV	Invertase Diastase	+ + + +				
36 c	20. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 3. Brutbienen, 19 Tage mit Rohrzucker gefüttert	2 I; 2 II; 2 III; 4 IV	Invertase Diastase	+ +				
37 a	12. VI. 1930	?	10	Vers. VI, 4. Brutbienen, 8 Tage mit Zuckerwasser gefüttert	1 II; 2 III; 7 IV	Invertase Diastase	+ +				
37 b	19. VI. 1930	?	10	Vers. VI, 4. Anschließend an 8 Tage Zuckerwasser-7 Tage Pollenfütterung	sämtlich IV	Invertase Diastase	— —				
38 a	12. VI. 1930	?	10	Vers. VI, 5. Brutbienen, 8 Tage mit Zuckerwasser gefüttert	4 III; 6 IV	Invertase Diastase	+ +				
38 b	19. VI. 1930	?	10	Vers. VI, 5. Anschließend an 8 Tage Zuckerwasser-7 Tage Pollenfütterung	sämtlich IV	Invertase Diastase	— —				
39 a	21. V. 1930	?	10	Vers. VI, 6. Brutbienen, 8 Tage mit Zuckerwasser gefüttert	4 III; 6 IV	Invertase Diastase	+ +				
39 b	27. V. 1930	?	10	Vers. VI, 6. Anschließend an 8 Tage Zuckerwasser-6 Tage Pollenfütterung	3 I; 3 II; 2 III; 2 IV	Invertase Diastase	+ + + +				
39 c	29. V. 1930	?	10	Vers. VI, 6, wie 39 b, 8 Tage Pollenfütterung	2 I; 4 II; 1 III; 3 IV	Invertase Diastase	+ +				

Anmerkung: + = schwache, + + = mittelstarke, + + + = starke Fermentwirkung. (Weitere Erklärung im Text).

Tabelle 4a. Größe der Zellen und Kerne der Mandibeldrüse in μ auf den verschiedenen Altersstufen der Arbeitsbienen.

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Tätigkeit	Größte Zelle	Kleinste Zelle	Durchschnittl. Größe	Durchschnittl. Kerngröße
1	10. VIII. 1929	ausschlüpfend		63:22	38:25	50:25	19:19
2	10. VIII. 1929	»		56:25	31:25	53:25	19:19
3	10. VIII. 1929	»		60:25	36:25	53:25	19:17
4	30. VI. 1928	1		53:28	47:25	47:31	17:17
5	30. VI. 1928	1		53:22	34:25	47:25	19:17
6	20. VI. 1929	2—3		67:29	31:31	47:31	19:17
7	12. IX. 1929	3—4		60:25	31:25	45:28	19:17
8	21. VII. 1928	4—5		47:31	25:29	38:29	17:17
9	21. VII. 1928	4—5		50:25	28:25	38:25	17:17
10	21. VII. 1928	5—6		47:25	31:25	35:25	17:15
11	21. VII. 1928	7—8	Brutbiene	40:31	10:30	25:25	17:15
12	23. VII. 1928	8—9	»	62:25	31:31	47:31	17:17
13	23. VII. 1928	8—9	»	47:25	28:22	38:25	17:17
14	23. VII. 1928	10—11	»	50:31	29:28	36:26	17:15
15	23. VII. 1928	10—11	»	50:31	25:22	33:25	17:17
16	27. VII 1928	12—13	»	45:31	25:22	28:25	17:15
17	27. VII. 1928	13—14	»	40:20	17:31	29:29	17:17
18	22. VIII. 1929	13—14	»	45:25	22:22	25:22	15:15
19	22. VIII. 1929	14—15	?	44:22	18:28	25:25	15:15
20	21. VIII. 1929	18—19	?	55:22	22:17	31:19	17:15
21	4. VIII. 1929	18—19	Baubiene	88:34	60:25	68:25	22:19
22	4. VIII. 1929	18—19	»	39:22	35:20	36:22	17:17
23	15. IX. 1929	21—22	?	39:22	25:25	28:25	17:15
24	22. IX. 1928	27—28	?	38:29	17:25	17:25	14:14
25	22. IX. 1928	27—28	?	60:30	30:30	35:25	19:17
26	22. IX. 1928	37—38	Sammelbiene	38:20	22:25	28:25	15:15
27	22. IX. 1928	37—38	»	36:25	25:25	25:25	17:15
28	5. IX. 1929	48—49	»	31:29	17:22	20:22	15:15
29	28. VIII. 1928	?	Pollensamml.	31:29	17:22	20:22	15:15
30	28. VIII. 1929	?	»	28:25	8:22	17:22	12:12
31	28. VIII. 1928	?	Nektarsamml.	31:29	17:22	20:22	13:13
32	28. VIII. 1929	?	»	22:17	5:22	16:22	12:10
33	26. I. 1929	?	Winterbiene	22:17	4:16	16:18	13:10
34	20. I. 1930	?	»	20:20	4:16	16:18	13:10

Tabelle 4b. Größe der Mandibeldrüsenzellen von Versuchstieren in μ.

Nr.	Versuch	Alter in Tagen	Größte Zelle	Kleinste Zelle	Durchschnittliche Größe
35	Versuchsreihe V, 1	8	80:31	52:31	59:31
36	» V, 1	8	70:25	50:28	59:31
37	» V, 2	9	66:25	50:28	56:25
38	» V, 2	9	66:25	45:25	50:25
39	Versuch I	über 28	50:20	25:25	38:20
40	» I	» 28	47:20	28:25	38:20
41	» I	» 58	50:20	17:20	31:25
42	» I	» 58	47:25	25:25	28:25
43	» I	» 67	45:25	20:25	31:25
44	» I	» 67	45:25	15:25	25:25
45	Versuchsreihe II, 1	4-5	31:25	17:28	19:25
46	» II, 1	4—5	36:20	15:25	22:25
47	» II, 2	8-9	36:20	20:25	32:25
48	» II, 2	8—9	31:25	20:25	25:25
49	» II, 4	9—10	25:25	13:25	17:25
50	» II, 4	9—10	22:17	12:20	17:20

Literaturverzeichnis.

ABDERHALDEN, E., 1910: Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden. Bd. 3, I. Halfte.

— 1928: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. IV, T. 8.

ARNHART, L., 1906: Anatomie und Physiologie der Biene. Wien.

AUZINGER, 1910: Über Fermente im Honig und den Wert ihres Nachweises für die Honigbeurteilung. Zeitschr. f. Nahrungs- u. Genußmittel. Bd. 19.

AXENFELD, 1903: Invertin im Honig und Insektendarm. Zentralbl. f. Phys. Bd. 17.

BECKER, F., 1925: Die Ausbildung des Geschlechts bei der Honigbiene. Erlanger Jahrb. f. Bienenkunde. Bd. 3.

BORCHERT, A., 1928: Weitere Untersuchungen über das Verfliegen der Bienen. Die deutsche Bienenzucht in Theorie und Praxis. Jahrg. 1928.

BORDAS, L., 1895: Appareil glandulaire des Hymenoptères. Ann. Sc. nat. Zool. T. 19. Paris.

BREITHAUPT, 1886: Über die Anatomie und die Funktion der Bienenzunge. Arch. f. Naturgeschichte. Jahrg. 52.

BROCHER, F., 1923: Les trachées inversées des insectes. Bull. Soc. Zool. Genève. T. 3, II.

DIRKS, E., 1922: Liefern die MALPIGHIschen Gefäße Verdauungsfermente? Arch. f. Naturgesch., Abt. A. Jahrg. 88.

Dumas, V., 1927: Artificial Pollen. American Beejournal. Jahrg. 1927.

Elser, E., 1928: Die Technik der Futtersaftuntersuchung 1888—1928. Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 9.

— 1929: Die Grundlagen der chemischen Honigforschung. Landw. Jahrb. d. Schweiz. Bern.

— 1929: Die chemische Zusammensetzung der Nahrungsstoffe der Biene. II. Der Futtersaft der Königin. Märkische Bztg. Jahrg. 1929.

Erlenmeyer und v. Planta, 1874: Über die Fermente in den Bienen, im Bienenbrot und dem Pollen und über einige Bestandteile des Honigs. Sitzungsber. Math.-Physik. Klasse. Kgl. Bay. Ak. d. Wissenschaften. München. H. 1.

Evenius, J., 1926: Die Fermente im Darmkanal der Honigbiene, Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 7.

— 1926: Unsere Honigbiene. Berlin.

— 1927: Zum Problem der Stärkeverdauung im Darmkanal der Honigbiene. Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 8.

— 1929: Zur Frage der Herkunft des Kittharzes im Bienenstock. Biol. Zentralblatt. Bd. 49.

v. Fellenberg, 1911: Über Invertase und Diastase im Honig. Mittlg. aus dem Gebiet d. Lebensmitteluntersuchung u. Hygiene. Schweiz. Gesundheitsamt. Bd. 2.

Freudenstein, K., 1925: Lage und Anordnung des Fettkörpers der Honigbiene. Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 6.

— 1928: Das Herz und das Zirkulationssystem der Honigbiene. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 132.

v. Frisch, K., 1923: Über die Sprache der Bienen. Jena (auch Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. u. Phys. Bd. 40).

Götze, G., 1926: Zur Züchtungsbiologie. Preuß. Bztg. Jahrg. 1926.

— 1930: Über Einfluß der Ernahrung auf Beschaffenheit und Leistung der Bienenköniginnen. Bay. Biene. Jahrg. 1930.

Gothe, 1914: Die Fermente des Honigs. Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel. Bd. 28.

— 1914: Experimentelle Studien über Eigenschaften und Wirkungsweise der Honigdiastase. Ebenda.

Heselhaus, F., 1922: Die Hautdrüsen der Apiden und verwandten Formen. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 43.

Himmer, A., 1930: Von der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Die Bay. Biene. Jahrg. 1930.

Jaubert, 1927: Über den Ursprung der Färbung des Bienenwachses und die Zusammensetzung des Bienenharzes. Märk. Bztg. Jahrg. 1927.

— 1929: Über die Natur des Bienenwachses. Vortrag auf der Tagung des Apis-Club 9.—12. August 1929 zu Berlin.

Jordan, H., 1913: Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. T. I. Die Ernährung. Jena.

Koehler, A., 1922: Neue Untersuchungen über den Futtersaft der Bienen. Verhandlungen d. deutsch. Zool. Ges. Bd. 27.

KOMAROW, P. M., 1929: Über den Aufbau und die Funktion der sogenannten Speicheldrüsen der Bienen. Opnitnaja Paseka. Nr. 9 u. 10 (russisch). Zit. n. HIMMER: Fortschritte auf dem Gebiet der Bienenkunde V. Erlanger Jahrb. Bd. 8.

KORSCHELT, E., 1891: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 4.

KRAMER, U., 1896: Sind alte, d. h. Trachtbienen, noch fähig, zu brüten? Schweiz. Bztg. Jahrg. 1896.

KÜSTENMACHER, M., 1910: Zur Chemie der Honigbildung. Biochem. Zeitschr. Bd. 30.

— 1912: Die Herkunft des Futtersaftes. Bienenwirtsch. Zentralbl. Jahrg. 1912.

LANGER, J., 1902: Zur Beurteilung des Honigs mittels der in ihm nachweisbaren Fermente. Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel. Bd. 5.

— 1909: Beurteilung des Bienenhonigs und seiner Verfalschungen mittels biologischer Eiweißdifferenzierung. Arch. f. Hygiene. Bd. 71.

— 1912: Honigeiweiß, Futtersaft und Bien. Bienenwirtsch. Zentralbl. Jahrg. 1912.

— 1928: Der Futtersaft, die Kost des Bienenkindes. Vortrag auf der 66. Wanderversammlung der Bienenwirte deutscher Zunge. Köln. Bericht Neumünster.

LEUENBERGER, 1929: Die Biene. Aarau (Schweiz).

LINEBURG, B., 1924: The feeding of the honey-bee-larvae. U. S. Dep. Agric. Bull. 1222.

— 1924: Comb building. American Beejournal. Jahrg. 1924.

LOWARTZ, 1920: Die Diastase im Magensaft von Potamobius astacus. Fermentforschungen. Bd. 3.

METZER, CH., 1910: Die Verbindungen zwischen Vorder- und Mitteldarm bei den Bienen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 96.

MUTTELET, 1911: Der Honig, seine Definition, Verfalschung und Analyse. Annales des Falsifications. Bd. 4.

OTTO, FR. TH., 1928: Verfliegebeobachtungen der Schleswig-Holsteinischen Imkerschule. Schleswig-Holst. Bztg. Jahrg. 1928.

PARKER, R. L., 1926: The Collection and Utilization of Pollen by the Honeybee. Cornell University. Agric. Exp. Station. Mem. 98.

PAWLOWSKY und SARIN, 1922: On the Structure of the alimentary canal and its ferments in the bee. Quart. Journ. of micr. Sc. Bd. 66.

PEREPELOWA, L., 1928: Material zur Biologie der Biene. Opnitnaja Paseka (russisch). Zit. n. HIMMER: Fortschritte auf dem Gebiet der Bienenkunde IV. Erlanger Jahrb. Bd. 7..

PETERSEN, H., 1912: Die Verdauung der Honigbiene. Arch. ges. Phys. Bd. 145.

PHILIPP, P. W., 1928: Das Kittharz, seine Herkunft und Verwendung im Bienenhaushalt. Biol. Zentralbl. Bd. 48.

PHILLIPS, E. F., 1922: The effect of activity on the length of life of honeybees. Journ. Econ. Entom. Bd. 15.

— 1924: The digestion of the honeybee. Gleanings in Beeculture. Jahrg. 1924.

— 1927: The Utilization of Carbohydrates by honeybees. Journ. of. Agric. Res. Vol. 35, Nr. 5.

v. Planta, A. 1888: Über den Futtersaft der Bienen. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 12.

Rauschmayer, F., 1928: Das Verfliegen der Bienen und die optische Orientierung am Bienenstand. Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 9.

Rösch, G. A., 1925: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. I. Zeitschr. f. vgl. Phys. Bd. 2.

— 1927: Über Bautätigkeit und das Alter der Baubienen. Ebenda. Bd. 6.

— 1930: Untersuchungen uber die Arbeitsteilung im Bienenstaat. II. Ebenda. Bd. 12.

Sarin, E., 1921: Beiträge zur Chemie der Bildung und Reifung des Bienenhonigs. Acta Universitatis Latviensis. I.

— 1922: Über Fermente der Verdauungsorgane der Honigbiene. Ebenda. II.

Schiemenz, P., 1883: Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Honigbiene, nebst einem Anhang uber das Riechorgan. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38.

Schönfeld, 1887: Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg.

Snodgrass, R. E., 1925: Anatomy and Physiology of the Honeybee. New York.

Soudek, St., 1927: The Pharyngeal Glands of the Honeybee. Bull. de l'école supérieure d'agronomie. Brno R.C.S. (tschechisch mit englischer Zusammenfassung).

Straus, J., 1911: Die chemische Zusammensetzung der Arbeitsbienen und Drohnen während ihrer verschiedenen Entwicklungsstadien. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 56.

Trappmann, W., 1923: Anatomie und Physiologie des Zwischendarmes von Apis mellifica L. Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 5.

Zander, E., 1921—1923: Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen. Bd. 1—5. Stuttgart.

Zander-Koch, 1927: Der Honig. Stuttgart.

(Literatur vor 1883 siehe bei Schiemenz 1883.)

Entwicklung des Eies von Clepsine nach Entfernung des vegetativen Polplasmas.

Von

Ferdinand Leopoldseder.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg.)

Mit 25 Abbildungen im Text.

Inhaltsangabe.

Einleitung.

Bei Hirudineen und Oligochäten finden sich im ungefurchten Ei Plasmaansammlungen am animalen und vegetativen Pol. Schon nach dem morphologischen Verlauf der Entwicklung (WHITMAN 1878 und 1887, SCHLEIP 1914, PENNERS 1922a u. a.) kommt diesen »Polplasmen« eine besondere Bedeutung zu: Sie werden stets im *D*-Quadranten vereinigt und gelangen dann in die beiden Somatoblasten. An *Tubifex* (*Oligochaeta*) wurde von PENNERS (1925) für diese vereinigten Polplasmen die Bedeutung als »organbildender Plasmastoff« nachgewiesen. Vergleichbare Plasmaansammlungen wurden auch für andere Eier mit Spiralfurchung schon beschrieben, so für *Rhynchelmis* (VEJDOVSKÝ 1888), für *Nereis* (E. B. WILSON 1892), für *Chaetopterus* (LILLIE 1906), für *Cumingia* (T. H. MORGAN 1910), für *Ilyanassa* und *Dentalium* (CRAMPTON 1896, E. B. WILSON 1904a) und für viele andere. An *Ilyanassa* und *Dentalium* wurde von CRAMPTON und E. B. WILSON der hier beim ersten Teilungsschritt entstehende Pollappen entfernt. Das Ergebnis (es fehlten den entstehenden Larven die Posttrochalregion, die Mesodermstreifen — diese mit Sicherheit wenigstens bei *Ilyanassa* — und das Apicalorgan) wurde von CRAMPTON und damals wenigstens auch von E. B. WILSON so gedeutet, daß die Pollappen von *Ilyanassa* und *Dentalium* organbildende Plasmastoffe enthalten. Dieselbe Ansicht vertritt auch SCHLEIP (1929). Es ist naheliegend, die Polplasmen bei Mollusken und Anneliden als homologe Bildungen aufzufassen. Diesen Vergleich hat schon E. B. WILSON (1904a) durchgeführt. Deshalb erschien es von Bedeutung, die Defektversuche CRAMPTONS und WILSONS auch am ungefurchten Ei von Oligochäten und Hirudineen zu wiederholen. Günstiger hierfür als *Tubifex* (*Oligochaeta*) ist *Clepsine sexoculata* (BERGM.) (= *Glossosiphonia* [JOHNSON] *complanata* L.) (*Hirudinea*), da deren Eier größer und die Polplasmen besser sichtbar sind.

Die allgemeine Fragestellung bei vorliegender Arbeit war also: Wie wird die Entwicklung verändert, wenn eines oder beide Polplasmen aus dem ungefurchten Ei entfernt werden? Diese Versuche sind sozusagen durch Naturexperimente schon vorweggenommen: Es wurden bei *Rhynchelmis*, *Clepsine* und *Tubifex* Eier ohne oder mit nur einem Polplasma gefunden (VEJDOVSKÝ 1888, SCHLEIP 1914b, PENNERS 1924). Über ihre Entwicklungsfähigkeit bzw. Entwicklungsweise ist aber bisher nichts Genaueres bekannt geworden.

Ursprünglich war ich an die Experimente allerdings mit einer anderen Fragestellung herangegangen, nämlich, ob es möglich sei, die Teilungsrichtung so zu ändern, daß animales und vegetatives Polplasma

unvermischt in verschiedene Zellen gelangen, und durch dieses Experiment etwas über die Verschiedenheit der Bedeutung der Polplasmen zu erfahren. Diese Versuche gelangen vorläufig nicht. Es gab aber auch der dann vorgenommene Defektversuch darüber bis zu einem gewissen Grade Auskunft.

Die Untersuchung wurde im Zoologischen Institut der Universität Würzburg ausgeführt. Die Anregung hierzu bekam ich von Herrn Prof. SCHLEIP, dem ich außerdem auch für die vielfache Unterstützung und Förderung bei der Untersuchung bestens danke. Auch Herrn Prof. Dr. PENNERS, Herrn Univ.-Ass. Dr. WEIGMANN und Herrn KARL JOSEPH MÜLLER danke ich für das Interesse, das sie meiner Arbeit entgegengebracht haben.

A. Experimenteller Teil.

I. Allgemeines.

1. Material.

Das Ei von *Clepsine sexoculata* (BERGM.) (— *Glossosiphonia* [JOHNSON] *complanata* L.) eignet sich, wie schon erwähnt, infolge seiner Größe gut für experimentelle Eingriffe. auch sind bei ihm die Polplasmen entsprechend umfangreich und schon im lebenden Zustand leicht erkennbar. Im Mai 1929 und 1930 standen mir Eipakete von *Clepsine* in beliebiger Menge zur Verfügung. SCHLEIP (1914) gibt an, daß er *Clepsine* schon im April in Eiablage fand. Daß das bei meinem Material nicht der Fall war, führte ich 1929 auf den ungewöhnlich kalten Winter zurück, aber auch 1930 erhielt ich keine Eier vor den ersten Maitagen. Vielleicht mag das seinen Grund darin haben, daß mein Material aus der Umgebung von Berlin stammte, während es SCHLEIP aus dem südlichen Baden bekam. Da mir also Material nur in der kurzen Zeit eines Monats zur Verfügung stand, war ich bestrebt, die Ablegezeit künstlich zu verlängern. Eine Erhöhung der Wassertemperatur hatte aber keinen früheren Eintritt der Eiablage zur Folge, dagegen konnte doch erreicht werden, daß sich, wenn die Legeperiode einmal eingetreten war, durch Abkühlung des Wassers mit Eis die Eiablage um etwa 14 Tage hinauszögerte. Eine physiologische Schädigung, etwa höhere Sterblichkeit, konnte ich dabei nicht beobachten. Da man bei der Ablage eines Tieres immer etwa 70 Eier zur Verfügung hat, das Stadium aber, in dem der Keim für das Experiment brauchbar ist, nur ungefähr 30 Minuten beträgt, so war mir sehr daran gelegen, die Entwicklungsgeschwindigkeit in den Frühstadien zu verzögern. Dies ist ohne jede Schädigung der Entwicklungsfähigkeit leicht zu erreichen

durch eine Abkühlung des Wassers um etwa 3° gegenüber der Normaltemperatur. Durch diese Abkühlung kann man den Beginn der ersten Teilung, der normalerweise etwa $2^1/_2$ Stunden nach der Eiablage eintritt, um 1—3 Stunden verzögern.

Die Tiere wurden in großen Glasaquarien gehalten, deren Wasser ich alle 2 Tage wechselte. Zur Durchlüftung wurden einige Algen (*Spirogyra*) zugesetzt. Pflanzen mit großen Blättern beizugeben, erwies sich als unpraktisch, da die Tiere diese mit Vorliebe aufsuchen und dadurch eine Kontrolle der Eiablage erschwert wird. Am zweckdienlichsten war es, die Tiere zu zwingen, auf der Glaswand abzulegen, da hier die Kokons am leichtesten zu entdecken sind. Dabei machte ich die Beobachtung, daß *Clepsine sexoculata* stets sehr rasch die vom Lichte abgewandte Seite des Aquariums zu erreichen sucht. Bei einem Wechsel der Lichtquelle fand diese Änderung des Aufenthaltsortes schon in 3—4 Stunden statt, eine in Anbetracht der sonstigen Trägheit der Tiere immerhin recht bedeutende Geschwindigkeit. Eine Ernährung der Tiere ist mir nicht gelungen, obwohl ich anfangs reichlich Nahrung (Schnecken) zugab. 1929 machte ich sogar die Beobachtung, daß sie, obwohl reichlich Nahrung aller Art vorhanden war, anscheinend an Hungererscheinungen im Aquarium starben. Tiere, die in einen Teich im Institutsgarten versetzt wurden, waren noch nach 1 Jahr am Leben.

2. Methoden.

Wie oben gesagt, war mein ursprüngliches Ziel, zu verhindern, daß beide Polplasmen in die gleiche Zelle kommen, und zwar ohne daß eines von ihnen aus dem Ei entfernt wurde. Dazu stand folgendes Mittel zur Verfügung:

a) Pressung.

Nach vollzogener Eireifung stehen sich die Polplasmen diametral gegenüber, und ihre Verbindungslinie bildet die Eiachse (Whitman 1878, Schleip 1914). Das Plasma ist noch sehr wenig ins Innere des Eies eingedrungen. Durch eine inäquale Teilung des Eies beim ersten Furchungsschritt wird erreicht, daß beide Polplasmen in dieselbe Zelle *CD* kommen. Dies sollte dadurch verhindert werden, daß das Ei senkrecht zu seiner Achse zwischen zwei Objektträgern gepreßt wurde, in der Hoffnung, daß die Spindel sich dadurch aus der karyokinetischen Ebene heraus in die Richtung der Eiachse hinein drehen läßt. Viel Wahrscheinlichkeit bestand dafür allerdings von vornherein nicht. Es wurden an etwa 500 Eiern solche Versuche angestellt. Es ergab sich folgendes: Bei schwacher Pressung konnte nicht verhindert werden, daß die Teilung

eine normale war und die Polplasmen also in die *CD*-Zelle kamen. Bei stärkerer Pressung erwiesen sich die Eier als zu wenig widerstandsfähig und starben, ohne sich gefurcht zu haben, ab. Auch bei den schwach gepreßten Eiern war selten eine weitere Entwicklung als bis zum Vierzellenstadium zu erreichen. Ein Grund hierfür mag vielleicht Sauerstoffmangel sein, da bei dauernder Durchspülung der Objektträger mit Wasser die Verhältnisse sich etwas besserten.

So blieb zur Erreichung des Endzweckes, Verhinderung der Vereinigung der beiden Polplasmen, nur der Defektversuch übrig, der auf dreierlei Weise ausprobiert wurde:

b) Schnürung.

Der Versuch, die beiden Polplasmen voneinander dadurch zu trennen, daß das Ei mit einem dünnen Haar senkrecht zur Eiachse durchschnürt wurde, ist zwar gelungen, aber die Technik ist so umständlich, namentlich infolge der Schlüpfrigkeit des Eies, daß es in Anbetracht der kurzen Zeit, wo *Clepsine*-Eier zur Verfügung stehen, nicht lohnend erschien, diese Versuche diesmal fortzusetzen. Am Totalpräparat betrachtet, glaube ich sagen zu können, daß eine Furchung auftritt, die in dem einen Eiteil beginnt und dann auf den anderen übergreift. Die Weiterfurchung geht dann ganz unregelmäßig vor sich, wenigstens soweit ich sie beobachtet habe. Man erinnert sich dabei, was das Übergreifen der Furchung von einem Eiteil auf den anderen betrifft, an die Schnürungsversuche SPEMANNS (1928) am ungefurchten *Triton*-Ei, bei denen er verzögerte Kernversorgung und danach Furchung auch des kernlosen Eiteils erzielte.

c) Abtöten des einen Polplasmas mit dem Strahlenstichapparat.

Das Ei ist gegen ultraviolette Strahlen nicht sehr empfindlich. Man muß ziemlich lange Bestrahlungszeiten wählen, bis sich ein Erfolg zeigt. Dieser hat nur die Erfahrung von PENNERS (1925) bestätigt, daß es nicht möglich ist, einen Teil einer Zelle abzutöten, sondern daß stets die ganze Zelle abstirbt. Da die Polplasmen sich stets in der gleichen Zelle befinden, war es nicht möglich, nur eines in seiner Wirksamkeit auszuschalten.

d) Entfernung des einen Polplasmas durch Anstich.

Schon die ersten Versuche zeigten, daß es mit einer spitzen Nadel möglich ist, bei einiger Vorsicht ein Polplasma durch Anstechen aus

dem Ei zu entfernen. Weitere Versuche erbrachten den Beweis, daß angestochene Eier auch entwicklungsfähig sind. Bei den Experimenten bewährten sich am besten Glasnadeln, denen man über der Microflamme leicht jede gewünschte Form geben kann. Am günstigsten ist eine scharfe, kurze Spitze, die nicht so leicht zu tief in das Innere des Eies eindringt. Die zu operierenden Eier wurden in eine mit dunklem Wachs ausgezogene Boveri-Schale gebracht und durch einfaches Zerreißen des Kokons von dieser Hülle befreit. Auf die normale Weiterentwicklung hat der Umstand, daß die Eier frei im Wasser liegen, wie ich an vielen Serien normaler Eier beobachten konnte, keinen sichtbaren Einfluß. In das Wachs wurde eine Vertiefung gemacht, in der eben ein Ei Platz fand, ohne daß ihm zuviel Bewegungsfreiheit gelassen war. Darauf drehte ich das Ei mit einer Präpariernadel so lange, bis das zu entfernende Polplasma in günstiger Lage nach oben zu liegen kam. Ein leichter Druck mit der Präpariernadel, so daß das Ei etwas an die Wand der Vertiefung gepreßt wurde, verhinderte ein Davongleiten desselben. Nun ist es mit einiger Vorsicht und Übung nicht gar so schwierig, in der Mitte des zu entfernenden Polplasmas das gewünschte Loch mit der feinen Nadel anzubringen. Der Druck im *Clepsine*-Ei ist nun nicht so groß, daß gleich die ganze Polplasmasubstanz herausgepreßt wird, sondern man muß häufig mit beiden Nadeln durch leichte streichende Bewegungen nachhelfen, um das ganze Polplasma zu entfernen. Die Polplasmen bilden einen kompakten Klumpen feinstrukturierter, bläulicher Substanz, der meist pfropfenartig aus dem Ei herausgepreßt wird. Der nachfolgende Dotter dagegen, der eine mehr gelbe Farbe hat, ist zähflüssig und wird fadenförmig herausgedrückt. Einige Schwierigkeiten macht es, das Ei von der herausgepreßten Substanz zu befreien, da dabei recht oft neuer Dotter nachquillt und dem Ei verloren geht. Seitliche Anstichversuche, bei denen ich recht bedeutende Mengen Dotter entfernte, belehrten mich zwar, daß das Fehlen dieses Dotters keinen Einfluß auf die Weiterentwicklung des Eies hat; es schien mir aber doch wünschenswert, nicht allzuviel Dotter aus dem Ei zu entfernen, um die Entwicklungsbedingungen nicht zu sehr abzuändern. Die operierten Eier wurden dann etwa zu drei bis fünf Stück in Zuchtschälchen mit abgestandenem Leitungswasser gehalten, das alle 6—8 Stunden gewechselt wurde. In den Frühstadien mußte sorgfältig jede Erschütterung der Eier vermieden werden, da sonst immer neuer Dotter aus der Verletzungsstelle floß und sich unverhältnismäßig große Extraovate bildeten. Die Furchung wurde an den lebenden Eiern unter der binokularen Lupe verfolgt und protokolliert, aber die Unter-

suchungen am lebenden Ei geben keinen genügenden Einblick in die Furchungsvorgänge, so daß fast alle Eier zu Schnittserien verarbeitet wurden. Allerdings sind einige Entwicklungsstadien in ihrem äußeren Bau so typisch, daß dieser schon im Leben einen Anhaltspunkt dafür gibt, daß man das Ei im gewünschten Stadium fixiert.

Die Fixierung geschah fast ausschließlich in GILSON-PETRUNKEWITSCHS Sublimatlösung. Zum Schneiden wurden die Eier durch Paraffineinbettung vorbereitet. Ein langes Verweilen in hochprozentigem Alkohol ist nicht ratsam, da die dotterreichen Keime darin leicht spröde werden. Auch konnte ich die Erfahrung SCHLEIPS bestätigen, daß man die Einbettung möglichst bald vornehmen soll, da ein langes Aufbewahren in Alkohol für das spätere Schneiden nicht günstig ist. Die Schnittdicke betrug anfangs 10 μ, später 15 μ, die für eine genaue Untersuchung der Kernverhältnisse vollkommen hinreichend sind. Aus dem von SCHLEIP (1914) angegebenen Grunde, nämlich daß sich die Eier in flüssigem Paraffin von selbst mit dem animalen Pol nach oben einstellen, konnte ich auf eine Orientierung der Eier verzichten. Dabei machte ich folgende Beobachtung: Eier, bei denen das vegetative Polplasma entfernt war, stellten sich in flüssigem Paraffin gerade umgekehrt ein, nämlich mit dem animalen Pol nach unten. Das läßt den Schluß zu, daß das vegetative Polplasma spezifisch schwerer ist als das animale und dieses wiederum schwerer als der Dotter, der ja beim operierten Ei die Stelle des entfernten vegetativen Polplasmas einnimmt. Für die Färbung verwandte ich Hämatoxylin nach DELAFIELD und als Gegenfärbung Orange-G. Die damit gemachten Erfahrungen waren für die Zwecke der Untersuchung vollkommen zufriedenstellend. Von einer großen Anzahl von Keimen wurden alle Schnitte genau mit dem Zeichenapparat gezeichnet und die Keime dann aus den einzelnen Zeichnungen durch Übereinanderpausen rekonstruiert. Die weitere Analyse der einzelnen Keime machte dann keine Schwierigkeiten. Vergleiche dieser rekonstruierten Keime stimmten mit den nach dem Leben in den Protokollen skizzierten Keimen in allen wesentlichen Punkten überein.

3. Vorversuche.

Nachdem also festgestellt war, daß mit der beschriebenen Anstichmethode ein Weg gegeben ist, um eines der Polplasmen in seiner Wirksamkeit auszuschalten und dann den Einfluß des zurückgebliebenen auf die weitere Entwicklung verfolgen zu können, mußte zuerst das Entwicklungsstadium ausfindig gemacht werden, wo das zu entfernende Polplasma am leichtesten auch wirklich restlos entfernt werden kann.

a) Anstichversuche auf frühen Eistadien.

Die Bildung der beiden Polplasmen ist von Whitman (1878) und Schleip (1914) eingehend beschrieben worden. Es ist dem nichts hinzuzufügen. Die ersten Anstichversuche wurden auf dem Stadium gemacht, wo das Ectoplasma unter eigenartigen peristaltischen Bewegungen in mehr oder weniger breiten Strängen den beiden Polen zuströmt. (Nach den Abbildungen Whitmans [1878] könnte man den Eindruck bekommen, als ob die Plasmastränge des animalen Poles streng von denen des vegetativen geschieden wären. Es konnte aber öfters die Beobachtung gemacht werden, daß dem nicht immer so ist, da häufig Plasmastränge auftraten, die kontinuierlich vom animalen zum vegetativen Pol sich erstreckten.) Dieser Versuch zeigte ein negatives Ergebnis. Alle auf diesem Stadium operierten Eier, und zwar sowohl die auf der animalen Seite, als die auf der vegetativen angestochenen, starben ausnahmslos ab. Für diese Erscheinung lassen sich zwei Erklärungen geben: Erstens scheint auf diesem Stadium der Innendruck des Eies, der, wie schon erwähnt wurde, an und für sich nicht sehr groß ist, noch geringer zu werden. Die Eier machen zu dieser Zeit schon äußerlich einen sehr weichen und nachgiebigen Eindruck; dies ist wohl auf die im Innern vor sich gehenden Umlagerungsprozesse, die in den peristaltischen Bewegungen zum Ausdruck kommen, zurückzuführen. Um das gewünschte Polplasma auch wirklich aus dem Ei zu entfernen, ist es notwendig, da die Polplasmen auf diesem Stadium noch keine kompakte Masse darstellen, mit ziemlich energischen Preßbewegungen durch die beiden Nadeln nachzuhelfen. Dabei ist es aber gut denkbar, daß durch diese oft ziemlich lang andauernde Prozedur das Innere des Eies in Unordnung gebracht wird, vor allem kann man an eine Verletzung des Kernes und an eine vollkommene Zerstörung der bereits in Bildung begriffenen Spindel denken. Zweitens ist beim Anstechen auf diesem Stadium das Polplasma noch auf mehrere Stränge verteilt, so daß man oft an mehreren Stellen zugleich anstechen muß, um wirklich die ganze Polplasmasubstanz zu entfernen. Auf einem späteren Stadium (wenn die beiden Polplasmen in normalen Eiern vollkommen ausgebildet sind), erhöht sich der Innendruck des Eies ziemlich bedeutend, und es liegt die Gefahr sehr nahe, daß eine zu große Menge Dotter durch die in Mehrzahl angebrachten Anstiche aus dem Ei ausfließt. Diese Beobachtung konnte tatsächlich in sehr vielen Fällen gemacht werden. Eventuell könnte noch eine dritte Möglichkeit vorhanden sein, die dieses negative Ergebnis verständlich macht. Schleip (1929) weist darauf hin, daß die Polplasmensubstanz möglicherweise in dem ungefurch-

ten Ei einen organisierenden Einfluß im Sinne SPEMANNS auf den Gesamtkeim ausüben könne. Denn als Grundlage der späteren Selbstdifferenzierung der Zellen muß man bestimmt lokalisierte Verschiedenheiten des Eiplasmas annehmen, und man könnte sich vorstellen, daß diese auf jenem frühen Stadium unter dem Einfluß der Polplasmen entstehen.

Bei diesen Anstichversuchen an frühen Eistadien mit noch nicht vollkommen ausgebildeten Polplasmen machte ich die Beobachtung, daß sich öfters die auf einer Seite nicht entfernte Polplasmasubstanz doch zu einem vollkommenen Polplasma ausbildete. Eine Furchung trat bei diesen Eiern, soweit ich es beobachtete, nicht ein.

Diese negativen Ergebnisse und die Überlegung, daß es ja sicher nicht das Ectoplasma allein ist, das die beiden Polplasmen bildet, sondern daß zweifelsohne auch aus dem Innern des Eies bei der Bildung der Polplasmen Plasma zu den Polen strömt, hielten mich davon ab, noch weitere Versuche an diesem Frühstadium zu machen.

b) Anstichversuche auf dem Stadium, wo die Polplasmen ausgebildet sind.

Im Verlaufe von etwa 20—30 Minuten erreichen die Polplasmen ihre endgültige, von anderen Autoren schon beschriebene Form. Auf diesem Stadium, das bis zur Ausbildung der ersten Furche etwa 30 Minuten dauert, wurden nun sämtliche weiteren Operationen unternommen. Nach einiger Übung ist diese Operation nicht mit allzu großen Schwierigkeiten verbunden.

II. Spezielles.

1. Verhalten der Eier nach Entfernung des animalen Polplasmas.

Der animale Pol ist beim Ei von *Clepsine* schon an der Gestalt des animalen Polplasmas zu erkennen, wie das ja auch von anderen Autoren (WHITMAN 1878, SCHLEIP 1914) schon beschrieben ist. Bei der Entfernung des animalen Polplasmas wurde aber doch, um ganz sicher zu gehen, daß es das animale ist, das entfernt wird, darauf geachtet, daß die beiden Richtungskörper in seiner Nähe zu sehen waren. Auf diese Weise wurde bei etwa 180 Eiern das animale Polplasma sorgfältig herausgestochen. Das Ergebnis war in allen Fällen negativ: Es gelang nie, bei solchen operierten Eiern eine Weiterentwicklung zu bekommen. Die Keime blieben zwar noch längere Zeit am Leben, was man an der gelblichen Farbe erkennen kann, die sie beibehalten, während abgestorbene Eier sofort grauweiß erscheinen und außerdem bald Zerfalls-

erscheinungen zeigen. Bis zu 3 Stunden wurden solche Keime unter Beobachtung gehalten, nie zeigte sich eine Weiterentwicklung. Kontrolleier hatten um diese Zeit oft schon die ersten Micromeren abgeschnürt. Der Grund für dieses Verhalten mag vielleicht folgender sein: Wie man schon aus anderen Abhandlungen ersehen kann, scheint die animale Polregion in der Frühentwicklung die aktivere zu sein. Schon die Richtungskörperbildung an dieser Stelle ist ein Hinweis dafür. Nach experimentellen Untersuchungen CHILDS (1928) und seiner Schule ist die animale Region bei Einwirkungen von Schädlichkeiten empfindlicher als die vegetative. Die Verletzung beim Anstechen und die Entfernung des animalen Polplasmas ist ein immerhin recht bedeutender Eingriff, der an dieser empfindlicheren animalen Region vorgenommen wird. Es dürfte nach den Befunden CHILDS nicht ausgeschlossen sein, daß dadurch diese Region so geschädigt wird, daß eine Weiterentwicklung unterbleibt. Es konnte übrigens beobachtet werden, daß schon geringere Verletzungen am animalen Pol sehr oft den Tod der ganzen Zelle herbeiführten.

2. Entwicklung der Eier nach Entfernung des vegetativen Polplasmas.

Auch beim Anstechen am vegetativen Pol wurde stets darauf geachtet, daß die Richtungskörper am animalen sichtbar waren. An rund 1200 Eiern wurde das vegetative Polplasma entfernt. Etwa 200 fixierte und geschnittene Serien fast aller Entwicklungsstadien stehen mir zur Verfügung. Aus den Tabellen 1 und 2 können die einzelnen Angaben ersehen werden.

a) Besprechung der Tabellen 1 und 2.

In den Tabellen 1 und 2 sind sämtliche Versuche eingetragen, die gemacht wurden. In Spalte II sind alle Versuche nach den Tagen, an denen sie ausgeführt wurden, geordnet. Zumeist entsprechen die Zahlen den Operationen, die aus der Eiablage eines Tieres, also etwa aus dem Inhalt von drei bis vier Kokons, geglückt sind. Dieser beträgt etwa 20 Eier pro Paket, so daß eine Eiablage ungefähr aus 70 Eiern besteht. Im Durchschnitt wurde also etwa bei jedem dritten Ei das Polplasma so schonend entfernt, daß Aussicht auf Weiterentwicklung bestand. Diese sah ich damit gegeben, wenn die Anzeichen der ersten Einschnürung auftraten. Ein Vergleich der Spalten II der Tabelle 1 und 2 miteinander zeigt, daß die erfolgreichen Anstiche 1930 in der Überzahl sind; das ist darauf zurückzuführen, daß mit vorschreitender Übung im Anstechen bessere Ergebnisse erzielt wurden.

An dieser Stelle möchte ich bemerken, daß mir zwei Typen von Eiern auffielen, die sich äußerlich durch ihre Farbe unterscheiden: die einen sind gelblich, die anderen mehr weißlich-grün. Die gelben Eier erscheinen viel praller gefüllt als die anderen, und vor allem platten sie sich bei der Ausbildung der Polplasmen an beiden Polen deutlich ab, was natürlich das Anstechen erleichtert. Daraus ergibt sich, daß unwillkürlich die gelben Eier zur Operation bevorzugt wurden. Ein

Tabelle 1. Entfernung des vegetativen Polplasmas. Versuche von 1929.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Datum 1929	Gesamtzahl der operiert. Eier	Ausgeflossen bei d. Bildung der erst. Furche	† vor Bildung der ersten Furche	† Spalte III + IV	† vor Ausbildung d. Teleotoblasten	† während d. Telectobl.-Bildung	Fixierte Keime
14. V.	10	7	1	8	1	—	1
15. V.	8	6	2	8	—	—	—
15. V.	14	10	1	11	—	1	2
16. V.	15	11	3	14	1	—	—
16. V.	7	3	—	3	—	—	4
17. V.	9	8	1	9	—	—	—
17. V.	7	4	—	4	—	—	3
18. V.	15	8	2	10	2	1	2
19. V.	11	10	1	11	—	—	—
20. V.	22	15	3	18	—	—	4
22. V.	21	15	1	16	2	1	2
23. V.	9	9	—	9	—	—	—
23. V.	11	7	—	7	1	—	3
24. V.	10	4	—	4	1	—	5
25. V.	6	6	—	6	—	—	—
26. V.	4	3	—	3	—	—	1
26. V.	9	6	2	8	—	—	1
27. V.	11	9	—	9	2	—	—
28. V.	17	14	—	14	3	—	—
29. V.	13	8	3	11	1	—	1
30. V.	6	6	—	6	—	—	—
30. V.	3	3	—	3	—	—	—
31. V.	7	4	—	4	—	—	3
1. VI.	5	4	—	4	—	—	1
2. VI.	11	8	1	9	1	1	—
2. VI.	12	8	1	9	—	—	3
3. VI.	12	7	3	10	1	—	1
3. VI.	16	12	1	13	—	—	3
4. VI.	4	2	2	4	—	—	—
	305	217	28	245	16	4	40

Tabelle 2. Entfernung des vegetativen Polplasmas. Versuche von 1930.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Datum 1930	Gesamtzahl der operiert. Eier	Ausgeflossen bei d. Bildung der erst. Furche	† vor Bildung der ersten Furche	† Spalte III + IV	† vor Ausbildung d. Telectoblasten	† während d. Telectobl.-Bildung	Fixierte Keime
6. V.	19	14	4	18	—	—	1
7. V.	9	7	—	7	—	—	2
7. V.	17	12	2	14	1	—	2
7. V.	24	19	1	20	1	1	2
8. V.	16	14	—	14	—	—	2
8. V.	7	5	—	5	—	—	2
9. V.	11	9	—	9	—	—	2
10. V.	15	11	—	11	—	—	4
10. V.	20	15	1	16	2	—	2
11. V.	14	10	2	12	—	—	2
11. V.	12	9	1	10	—	—	2
12. V.	22	16	—	16	—	—	6
14. V.	9	9	—	9	—	—	—
14. V.	17	13	—	13	—	—	4
15. V.	11	8	—	8	—	—	3
15. V.	10	6	—	6	—	—	4
15. V.	16	14	—	14	—	—	2
16. V.	15	11	2	13	—	—	2
16. V.	9	8	1	9	—	—	—
17. V.	13	9	1	10	—	—	3
17. V.	22	15	3	18	—	—	4
17. V.	12	6	1	7	—	—	5
17. V.	17	11	2	13	—	—	4
18. V.	9	8	—	8	—	—	1
18. V.	21	16	2	18	—	—	3
20. V.	15	9	1	10	1	—	4
20. V.	10	6	3	9	—	—	1
21. V.	10	5	2	7	1	—	2
21. V.	4	4	—	4	—	—	—
22. V.	16	11	2	13	—	—	3
22. V.	17	12	—	12	—	—	5
22. V.	14	7	3	10	—	—	4
23. V.	28	18	2	20	—	—	8
24. V.	19	14	—	14	1	—	4
24. V.	21	13	1	14	—	—	7
25. V.	19	11	—	11	—	—	8
26. V.	17	9	—	9	—	—	8
26. V.	24	17	1	18	—	—	6
27. V.	17	13	—	13	1	—	3
28. V.	21	12	1	13	—	—	8

Tabelle 2 (Fortsetzung).

I	II	III	VI	V	VI	VII	VIII
Datum 1930	Gesamtzahl der operiert. Eier	Ausgeflossen bei d. Bildung der erst. Furche	† vor Bildung der ersten Furche	† Spalte III + IV	† vor Ausbildung d. Telectoblasten	† während d. Telectobl.-Bildung	Fixierte Keime
29. V.	13	11	—	11	—	—	2
30. V.	17	9	1	10	2	—	5
30. V.	14	12	—	12	—	—	2
31. V.	19	10	1	11	1	7	—
31. V.	16	10	2	12	—	4	—
1. VI.	14	11	—	11	—	3	—
2. VI.	13	8	—	8	—	—	5
2. VI.	17	9	—	9	2	—	6
3. VI.	14	10	—	10	—	—	4
4. VI.	22	14	2	16	—	—	6
6. VI.	24	14	1	15	2	7	—
7. VI.	21	13	3	16	1	4	—
7. VI.	19	14	—	14	1	4	—
8. VI.	20	11	—	11	2	7	—
9. VI.	7	5	—	5	—	2	—
11. VI.	16	9	1	10	—	5	1
12. VI.	10	3	1	4	2	4	—
	915	621	51	672	21	48	174
+ Vers. 1929	305	217	28	245	16	4	40
Gesamtversuche	1220	838	79	917	37	52	214

Vergleich der Protokolle (wenigstens in den von 1930 ist das angegeben) zeigt tatsächlich, daß es sich bei den größeren Zahlen der Spalte II fast stets um diese gelben Eier handelt. Eine spätere Beobachtung hat gezeigt, daß die grünliche Eifarbe auftritt, wenn die Eier längere Zeit zu dicht aneinander liegen; sie ist daher wohl auf Sauerstoffmangel zurückzuführen. Werden diese Keime wieder mit genügend Sauerstoff versorgt, so erholen sie sich rasch wieder.

Zu Beginn des ersten Furchungsschrittes entstehen im Innern des Eies, wohl infolge der Einschnürung, bedeutend höhere Drucke. Aus diesem Grunde fließt auf diesem Stadium noch ein hoher Prozentsatz der operierten Eier aus. Darauf ist die relativ hohe Sterblichkeit der operierten Eier, die etwa 80% beträgt, zurückzuführen. Diese Fälle sind in Spalte III eingetragen. Für die Beurteilung der Versuche ist

es von Wichtigkeit, festzustellen, daß von diesen 80% etwa $^9/_{10}$ bei der Bildung der ersten Furche durch Ausfließen ausscheiden. Dieser große Ausfall von 80% ist also nicht primär durch den Eingriff, sondern erst sekundär durch die Drucksteigerung beim ersten Furchungsschritt bedingt. Weiterhin muß angeführt werden, daß von solchen ausgeflossenen Keimen sowohl das Extraovat wie der Rest des Eies noch lange am Leben bleiben und beide sich noch bis zu 2 Tagen weiterfurchen. Im einzelnen wurde diese Weiterentwicklung bis jetzt nicht verfolgt.

In Spalte IV der Tabelle sind alle Ausfälle angeführt, bei denen der Keim vor Bildung der ersten Furche abgestorben ist. Diese sind also primär als Folge des Eingriffes anzusehen. Bei der Operation kann es vorkommen, daß die Nadel zu tief in das Innere des Eies eindringt, und tatsächlich sind die in Spalte IV angeführten Todesfälle solche von Keimen, die häufig in der animalen Region eine Verletzung durch die Nadel zeigen. Es dürften also diese Fälle wohl fast ausnahmslos darauf zurückzuführen sein, daß bei der Operation der Kern oder die nach Annahme der CHILDschen Schule für schädliche Einwirkungen empfindlichere animale Region verletzt wurde.

Spalte V enthält die Summe der Todesfälle aus Spalte III und IV.

In der Spalte VI finden sich alle späteren Ausfälle bis zur Telectoblastenbildung. Sie sind sehr minimal an Zahl und erheben sich wohl nur unbedeutend über die Sterblichkeit in diesen Stadien bei der Normalentwicklung. Es können sich aber vielleicht infolge des Eingriffes auch pathologische Folgen eingestellt haben.

In Spalte VII sind alle Ausfälle während der Telectoblasten- und Keimstreifbildung angegeben. Eine Besprechung dieser Spalte wird an anderer Stelle erfolgen.

Spalte VIII enthält die fixierten Keime.

Daß Spalte V—VIII nicht genau die gleiche Summe ergeben wie Spalte II, beruht darauf, daß während des Fixierens und Einbettens einzelne Keime verloren gingen.

Zusammengefaßt sagen beide Tabellen folgendes aus: Die Eier können den Eingriff gut überstehen, nur etwa 6—7% der operierten Eier sterben an den unmittelbaren Folgen der Operation.

Nun ist es aber möglich, sogar eine Tatsache, daß bei der Operation mancher Eier nur ein Teil des vegetativen Polplasmas entfernt wurde. Daraus könnte man den Einwand erheben, daß nur Eier mit einem Rest des vegetativen Polplasmas zur Entwicklung fähig sind. Der Einwand läßt sich aber sicher widerlegen: 1. Noch in *D* liegen in der Normal-

entwicklung die beiden Polplasmen als zwei scharf konturierte Inseln im Dotter der Zelle. Bis dahin müssen es Schnittuntersuchungen eindeutig ausweisen, ob noch ein Rest des vegetativen Polplasmas zurückgeblieben ist. Theoretisch müßte es aber genügen, wenn auch nur ein einziger Fall von Weiterentwicklung vorläge, bei dem sich keine Spur von vegetativem Polplasma vorfindet. Damit könnte man den Beweis als erbracht annehmen, daß eine Weiterentwicklung bzw. Furchung ohne vegetatives Polplasma vor sich gehen kann. In Wirklichkeit zeigen aber mehr als die Hälfte der untersuchten Eier in *D* zwar das animale Polplasma, aber keine Spur des vegetativen. 2. Später vereinigen sich die Polplasmen in 1 *D* zu einer einheitlichen Plasmamasse, so daß dann das vegetative Polplasma nicht mehr abzugrenzen ist. Der Einwand, daß eine noch weitergehende Entwicklung nur bei Eiern mit einem Rest des vegetativen Polplasmas möglich ist, läßt sich aber trotzdem ebenfalls widerlegen, und zwar durch einen Vergleich der Spalten V, VI und VII: Zur Zeit des Vorhandenseins der Zelle *D* enthalten sicher mehr als die Hälfte der operierten Keime keinen Rest des vegetativen Polplasmas. Da in der Zeit nach der ersten Teilung nur noch vereinzelte Keime sterben (Spalte VI und VII), müssen unter den bis zur Telectoblastenbildung und noch länger lebend gebliebenen Eiern etwa die Hälfte solche sein, in denen das vegetative Polplasma ganz fehlt. 3. Die Untersuchung der Keime hat aber auch noch ergeben, daß Polplasmareste, die im Ei verblieben sind, stets an der Anstichstelle zu finden sind. Sie sterben bald ab und liegen dann zwischen der Eihaut und den Grenzen der Blastomeren, sind also an der Entwicklung des Keimes nicht beteiligt.

b) Kurzer Überblick über die normale Furchung.

Bevor ich nun dazu übergehe, den Verlauf der Furchung zu beschreiben, wie ich ihn bei den operierten Eiern erhielt, ist es notwendig, einen kurzen Überblick über den Furchungsverlauf bei normalen Eiern zu geben. Sie ist von Whitman (1878 und 1887) und von Schleip (1914) beschrieben worden; an der Hand von Präparaten von Herrn Prof. Schleip konnte ich den Verlauf der normalen Entwicklung selbst studieren. Herrn K. J. Müller, der im Zoologischen Institut Würzburg die normale Entwicklung von *Clepsine* genauer nachuntersucht und über die dabei gefundenen Abweichungen von und Ergänzungen zu den früheren Untersuchungen in Bälde berichten wird, verdanke ich Angaben über seine Feststellungen, die ich, soweit als erforderlich, hier schon mit berücksichtigen darf.

Abb. 1 zeigt einen Schnitt durch ein normales, in Ausbildung der ersten Spindel begriffenes Ei von *Clepsine sexoculata*, der so gelegt ist, daß beide Polplasmen getroffen sind. Außerdem sind am animalen Pol die beiden Richtungskörper zu sehen. Der Schnitt zeigt also deutlich den polaren Bau des Eies. Das Bild stimmt mit den Angaben früherer Autoren ganz überein: Die Richtungskörper liegen in einer kleinen Einsenkung über dem animalen Polring; ich konnte aber ebenso wie frühere Autoren beobachten, daß die Richtungskörper sehr häufig gegen den Äquator hin verlagert werden. Wie schon erwähnt, wurden für die Operation, um etwaige Irrtümer zu vermeiden, nur Eier benutzt, deren Richtungskörper noch ganz in der Nähe des animalen Polringes lagen.

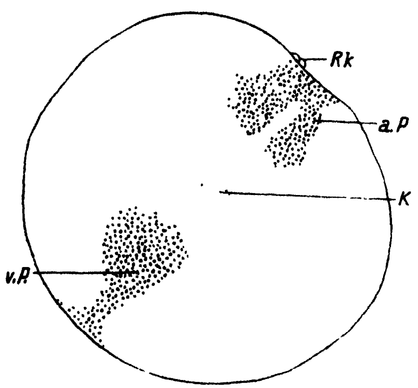


Abb. 1. Schnitt durch ein normales Ei von *Clepsine*, bei dem beide Polplasmen getroffen sind. *Rk* Richtungskörper, *a P.* animales Polplasma, *v.P.* vegetatives Polplasma, *K* Lage des Kerns, nur das ihn umgebende Plasma ist getroffen.

Die Polplasmen zeigen deutlich die charakteristische Form: das animale die Gestalt eines Ringes, in dessen Öffnung Dottermaterial sich befindet, das vegetative die eines Pfropfes. An der dem Dotter zugewandten Seite gehen beide Polplasmen rasch und ohne erkennbaren Übergang, aber auch ohne deutliche Grenzen in das überall zwischen den Dotterschollen vorhandene Plasma über. Ich konnte auch beobachten, daß gelegentlich kleine Dotterschollen am inneren Rande der Polplasmen, aber doch deutlich in die Polplasmamasse gleichsam eingebettet liegen. Der Kern ist auf diesem Schnitt nicht getroffen, sondern nur etwas Plasma auf der Verbindungslinie der beiden Polplasmen, das von der sich eben ausbildenden ersten Teilungsspindel herrührt.

Die erste Teilung des Eies ist typisch inäqual, in eine kleinere Zelle *AB* und in eine größere *CD*. Weiterhin furcht sich zuerst *CD* in die Blastomeren *C* und *D* und dann *AB* in *A* und *B*. Die beiden Polplasmen gelangen dabei in die größere Zelle *D*. Die Abschnürung des ersten Micromerenquartettes erfolgt wieder in der Reihenfolge 1 *d*, 1 *c*, 1 *b*, 1 *a*. Um diese Zeit vereinigen sich auch die Polplasmen in 1 *D*. Schon während der Abschnürung des ersten Micromerenquartettes geht der Kern von 1 *D* neuerdings in Mitose. Die beiden vereinigten Polplasmen legen sich an die Spindel an und gelangen zu gleichen Teilen

in die aus der Teilung entstehenden Zellen 2 *D* und 2 *d*. Letztere ist der erste Somatoblast. Wenn bei der nächsten Teilung im *D*-Quadranten die Micromere 3 *d* entsteht, so kann diese ihrer geringen Größe wegen, wenn überhaupt, so doch nur einen Bruchteil der in 2 *D* vorhandenen Polplasmasubstanz mitbekommen, so daß diese in der Hauptsache nur der Macromere 3 *D* zugeteilt wird. Diese Macromere 3 *D* hat bei *Clepsine* die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung eines zweiten Somatoblasten, sie stellt nämlich die Mutterzelle der beiden Urmesodermzellen *Mr* und *Ml* dar. In der Zwischenzeit sind noch zwei Micromerenquartette entstanden, außerdem teilen sich die Micromeren auch selbst, so daß die genaue Zahl der Micromeren nicht mehr feststeht. *Mr* und *Ml* haben unterdessen schon eine neue Teilung vorbereitet. Bei dieser liegen die gleichpoligen Spindeln anfangs etwa in der Mitte der Zellen, dann aber verlagern sie sich exzentrisch, die von *Ml* ist meist nach rechts und animal, die von *Mr* nur animal gerichtet. Es bildet sich dann an dieser Stelle eine kleine knospenförmige Zelle, die erste Zelle des rechten bzw. linken Mesodermstreifs. Aus dem ersten Somatoblasten gehen die vier Paare von Telectoblasten hervor, die die Mutterzellen für den ectodermalen Keimstreif sind.

c) Die Furchung der operierten Eier.

Das Ei unmittelbar nach dem Anstich.

Abb. 2 zeigt einen Schnitt durch ein frisch operiertes Ei. Die Anstichstelle ist als kleine Vorwölbung zu erkennen, die vollkommen mit Dotter ausgefüllt ist. Es ist also keine Spur von Plasma im Ei zurückgeblieben. Die Spindel ist noch nicht ausgebildet, doch hat sich um den Kern schon etwas Plasma angesammelt. Das animale Polplasma hat, wie es aus dem abgebildeten Schnitt nicht so deutlich hervorgeht, die typische Ringform. Ein schmaler Spalt im inneren Teil des animalen Polplasmas, der mit etwas Dotter angefüllt ist, läßt aber diese Ringgestalt auch auf dem gegebenen Schnitt noch erkennen.

An dieser Stelle ist es vielleicht am Platze, über die Anstichstelle im allgemeinen einiges zu sagen. Sie kann bei den meisten Eiern noch bis in späte Stadien verfolgt werden. Es zeigte sich an den Schnitten, daß sie sich nicht stets an einer bestimmten Stelle befindet, am häufigsten allerdings noch am vegetativen Pol einer der drei Entodermzellen *A*, *B* und *C*. Erkennbar ist sie daran, daß sich meistens ein Extraovat bildet, das auf den Schnitten gut feststellbar ist. Abb. 3 gibt ein solches Extraovat bei stärkerer Vergrößerung. Es stammt aus einem Zweizellenstadium und liegt nahe der Teilungsebene in der Zelle *CD*. Die

Zellgrenze zwischen *AB* und *CD* ist deutlich ausgebildet (aus der Abb. 3 nicht zu ersehen). Auf späteren Stadien, wo das ohne Gefahr, daß noch mehr Dotter ausfließt, geschehen kann, wurden solche Extraovate nach

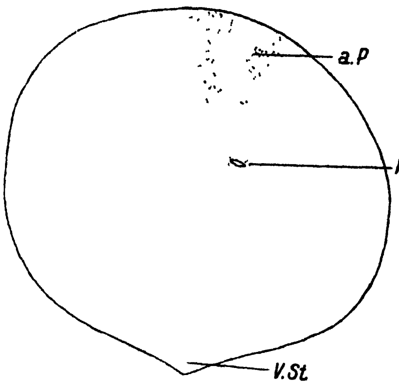


Abb 2. Schnitt durch ein Ei, bei dem das vegetative Polplasma entfernt ist. *a.P.* animales Polplasma, *V.St.* Verletzungsstelle, Stelle wo das vegetative Polplasma herausgenommen wurde, *K* Kern mit etwas Plasma umgeben.

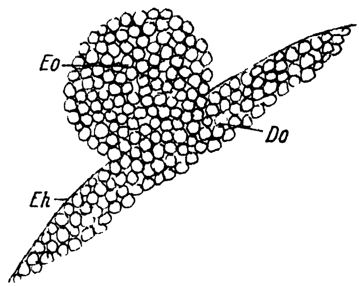


Abb 3. Verletzungsstelle ohne Spur von vegetativem Polplasma starker vergrößert. *Eo* Extraovat, *Do* Dotter, *Eh* Eihaut.

Möglichkeit entfernt, da sie mit der Zeit absterben und in Fäulnis übergehen, wodurch das Wasser in den Zuchtschalen verunreinigt wird. Außerdem siedeln sich in solchen Resten oft eine große Menge von Ciliaten

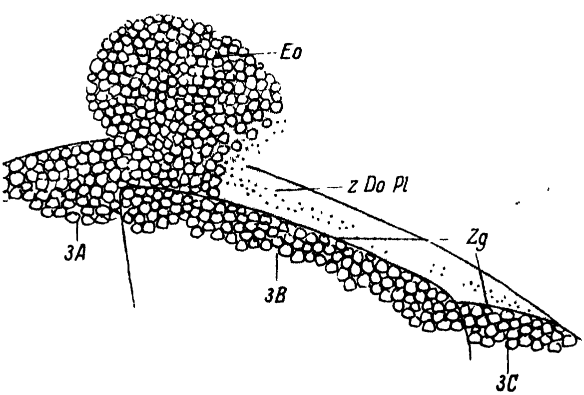


Abb. 4. Verletzungsstelle mit abgestorbenen vegetativen Polplasma- und Dotterresten. *Eo* Extraovat, *z.Do.Pl.* zerstörte Dotter- und Plasmareste, *Zg* Zellgrenzen, *3A*, *3B*, *3C* Macromeren.

an, die dann auch ins Ei eindringen und dieses buchstäblich auffressen. Oft kommt es vor, daß auch innerhalb der Eihaut bei der Operation Dotterkugeln zerquetscht werden, und dann kann man die auffallende Beobachtung machen, daß solche Reste sehr bald vom Ei ausgeschieden

werden. Wenn bei der Operation ein geringer Plasmarest im Ei zurückbleibt, so bekommt dieses Plasma stark vacuoliges Aussehen und liegt auch immer zwischen Eihaut und den Blastomeren. Abb. 4 zeigt eine solche Verletzungsstelle auf einem Stadium, wo jederseits vier Telectoblasten gebildet sind. Sie befindet sich zwischen den Blastomeren 3 *A* und 3 *B*, und das verletzte Material erstreckt sich unter der Eihülle auch noch über einen Teil von 3 *C*. Der Dotter ist vollkommen zu einer breiigen Masse zerquetscht, dazwischenliegende Plasmaklümpchen haben, obwohl das Plasma des übrigen Keimes sehr schön blau gefärbt ist, ein schmutziggraues Aussehen. Das ist eine ganz allgemeine Erscheinung, die wohl darauf hindeutet, daß das Plasma in Zersetzung begriffen und am Absterben ist. Jedenfalls darf man mit Sicherheit annehmen, daß solche Reste auf die Entwicklung des Eies keinen Einfluß haben.

Die erste Furchungsteilung.

Die erste Furchungsspindel steht wie im normalen Ei gleich nach ihrer Anlage senkrecht zur Eiachse, d. h. zur Verbindungslinie der beiden Polplasmen. Abb. 5 gibt einen Schnitt durch ein Ei, senkrecht zur Eiachse. Animales Polplasma und Verletzungsstelle wurden dabei natürlich nicht getroffen. Die Spindel liegt annähernd in der Mitte des Eies. (Die ganze Serie besteht aus 52 Schnitten, und beide Spindelpole sind auf dem 28. Schnitt, vom animalen Pol aus gerechnet, getroffen.) Ganz wie in der Normalentwicklung ist sie noch fast gleichpolig. Die beiden Centrosomen sind ebenfalls ungefähr gleich groß und haben Polstrahlungen von gleicher Dimension. Weiterhin läßt sich nun ganz der Normalentwicklung entsprechend feststellen, daß das eine Centrosom an Größe zunimmt, und daß sich um dieses auch etwas mehr Plasma ansammelt. Zugleich wandert die ganze Spindel in Richtung ihrer Längsachse mehr an die Oberfläche des Eies, so daß sie eine exzentrische Lage einnimmt. Während dieser Lageveränderung findet die erwähnte

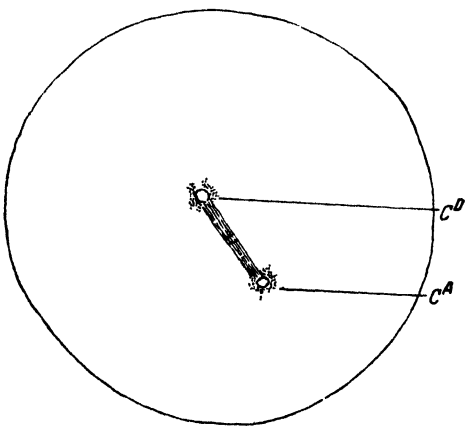


Abb. 5. Horizontalschnitt durch ein ungeteiltes operiertes Ei. C^D Centrosom der entstehenden Zelle *CD*, C^A Centrosom der entstehenden Zelle *AB*. Die Spindel liegt fast genau in der Mitte des Eies.

Größenzunahme des einen und zwar des der Mitte zu gelegenen Centrosoms statt. Am Schluß der Anaphase liegt die Spindel so, daß der eine kleine Pol näher an der Eioberfläche liegt, während der größere sich etwa auf der Verbindungslinie der beiden Polplasmen befindet.

Abb. 6 zeigt ein Ei in früher Anaphase. Die Chromosomen haben sich aus der Äquatorialplatte gelöst. Man sieht die schon etwas in Erscheinung getretene exzentrische Lage der Spindel, das in der Mitte gelegene Centrosom ist größer als das dem Rande zu sich befindliche. Es hat sich beim ersteren auch etwas mehr Plasma angelagert, was die ganze Centroplasmakugel etwas größer erscheinen läßt. Die Polstrah-

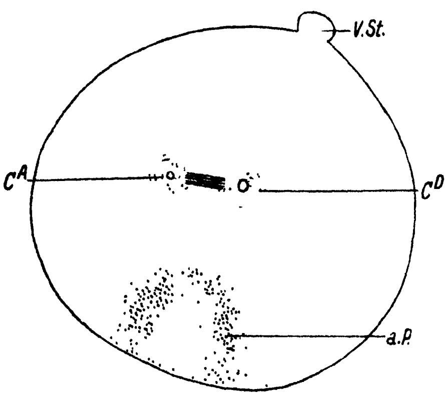


Abb. 6. Vertikalschnitt durch ein ungeteiltes operiertes Ei. Die Spindel liegt bereits etwas exzentrisch. Das Centrosom C^D ist schon bedeutend größer als das Centrosom C^A. *V.St* Verletzungsstelle, *a.P.* animaler Pol.

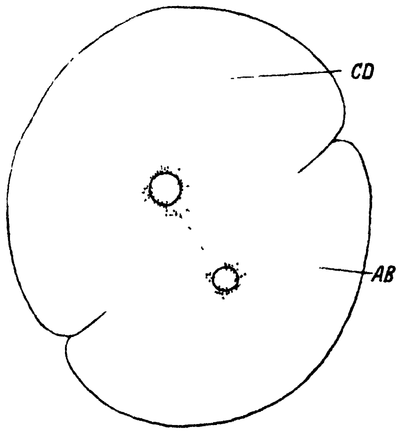


Abb. 7. Schnitt durch ein fast vollendetes 2-Zellenstadium. Centrosom von *CD* ist größer als das von *AB*. Spindel schon in Rückbildung.

lung ist bei diesem Präparat nicht sehr deutlich ausgeprägt, und es läßt sich eine intensivere Strahlung des größeren Poles nicht feststellen. In der Intensität der Strahlung scheint aber auf diesem Stadium nach den Abbildungen Schleips (1914, Abb. 6) kein wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Polen zu bestehen. Durch die erwähnte Verschiebung der Spindel in eine exzentrische Lage entsteht schließlich auch der Größenunterschied zwischen den beiden Blastomeren *AB* und *CD*. Die Durchschnürung der Zelle kann nämlich nicht mehr meridional, sondern nur mehr parallel zu einer Meridionalebene verlaufen; außerdem wird dadurch erreicht, daß die beiden Polplasmen in dieselbe Zelle *CD* gelangen. Aus diesen Vorgängen geht also hervor, daß der erste Furchungsschritt auch nach Entfernung des vegetativen Polplasmas zu einer inäqualen Teilung führt.

In Abb. 7 ist ein Stadium gegeben, wo die Durchschnürung des Zellkörpers schon fast vollendet ist. Die Spindel ist bereits zurückgebildet, und beide Centroplasmakugeln sind noch mit einem nicht allzu kräftigen Plasmastrang verbunden, der in der Mitte schon auseinanderzureißen beginnt. Deutlich tritt der Unterschied zwischen *AB* und *CD* in der Größe der beiden Centrosomen zutage. Ziemlich oft konnte an lebenden Eiern auch die Beobachtung gemacht werden, daß ein geringer Teil des noch vorhandenen Polplasmas in die Zelle *AB* übergreift. Dieses Plasma verschwindet aber schnell wieder, und schon auf dem Vierzellenstadium konnte auch an Schnitten bei solchen Keimen nichts mehr davon festgestellt werden. Vermutlich vermischt es sich mit dem vorhandenen Eiplasma.

Die zweite Furchungsteilung.

Auch beim zweiten Furchungsschritt lassen sich keine Abweichungen von der Normalentwicklung feststellen. Wenn die erste Teilung beendet ist, liegen die beiden Centroplasmakugeln, in deren Mitte sich die Kerne befinden, der Teilungsebene stark genähert. Das kommt auch in Abb. 7 schon zur Geltung. In dieser Hinsicht besteht kein Unterschied gegenüber der Norm. Die beiden Teilungsfiguren liegen dicht an der ersten Teilungsebene. Leider besitze ich in meinen Präparaten keinen Schnitt, wo diese beiden Spindeln schön zur Geltung kommen, sondern nur Querschnitte durch diese Spindeln. Das hat seinen Grund darin, weil ich beim Schneiden auf die Orientierung der Eier nicht achtete. Die Eier stellen sich zwar auch mit dem animalen Pol nach unten ein, beim Schneiden wurden aber die Blöckchen anscheinend aus Versehen um 90° gedreht und von der Seite angeschnitten. Bei genauerer Untersuchung kann man aber feststellen, daß die ganze Teilung genau wie in der Normalentwicklung vor sich geht. Nur auf einen Unterschied muß hingewiesen werden: Nach WHITMAN (1878) tritt bei *Clepsine* oft ein vorübergehendes Dreizellenstadium auf, das darauf zurückzuführen ist, daß *CD* infolge seines größeren Plasmagehaltes sich wesentlich früher durchschnürt als *AB*. Ich habe bei meinen Versuchen dieses Dreizellenstadium nie beobachtet und habe es auch in meinen zahlreichen Protokollen nie abgebildet. Es muß allerdings zugegeben werden, daß bei den Untersuchungen am lebenden Material nicht besonders darauf geachtet wurde. Erst durch Erscheinungen, die beim fertigen Vierzellenstadium auftraten, wurde ich auf diese Frage hingewiesen. Es wird darauf bei der Besprechung des Vierzellenstadiums näher eingegangen werden. Ich besitze nun leider, wie schon gesagt, kein günstiges Präparat vom Übergang vom Zwei- zum Vierzellenstadium,

so daß ich über die Ausbildung der Chromosomen sowie über die zeitlichen Unterschiede in den Kernteilungsphasen auf diesem Zwischenstadium nichts aussagen kann. An Schnitten, bei denen die Teilungsfiguren quer getroffen sind, läßt sich davon wenig sehen, es wäre nur darauf hinzuweisen, daß das Centrosom des späteren *D*-Quadranten etwas größer zu sein scheint. Das würde mit den Ergebnissen in der Normalentwicklung im Einklang stehen. Dieser Größenunterschied ist aber unbedeutend.

Die Abschnürung des ersten Micromerenquartetts.

Abb. 8 zeigt einen Schnitt durch ein Vierzellenstadium. Nach WHITMAN (1878) schnüren die vier Macromeren in der Reihenfolge: zuerst *D*, dann *C* und schließlich gleichzeitig *A* und *B* je eine Micromere ab. Dabei eilt *D* der Macromere *C* ganz wesentlich voraus. Der Kern von *D* ist schon in Mitose, während die drei anderen noch in Ruhe verharren. Wie aus Abb. 8 hervorgeht, sind die Verhältnisse bei meinen Versuchen etwas anders gelagert. In Abb. 8 ist ein Schnitt ganz nahe am animalen Pol gegeben. Es sind die beiden in Mitose sich befindlichen Kerne von *D* und *C* getroffen, und zwar läßt sich kein wesentlicher Unterschied in der Ausbildung der Spindel feststellen. Weiterhin ist die Spindel von *C* schon fast ebensoweit an den animalen Pol gerückt wie die von *D*. Die beiden Zellen befinden sich also ungefähr in der gleichen Teilungsphase; das bedeutet aber, daß in der Furchungsgeschwindigkeit von *D* eine Verzögerung eingetreten ist. Wenn man die größere Furchungsgeschwindigkeit von *D*, die auch bei anderen Eiern mit Spiralfurchung festzustellen ist, auf den größeren Plasmagehalt dieser Zelle zurückführt, so erfährt diese Ansicht durch den erwähnten Befund eine Unterstützung: Durch die Entfernung des vegetativen Polplasmas wird der Plasmagehalt des Eies und der Zellen, in die das Polplasma gelangt, auf die Hälfte reduziert (wenn man von dem in allen Zellen vorhandenen

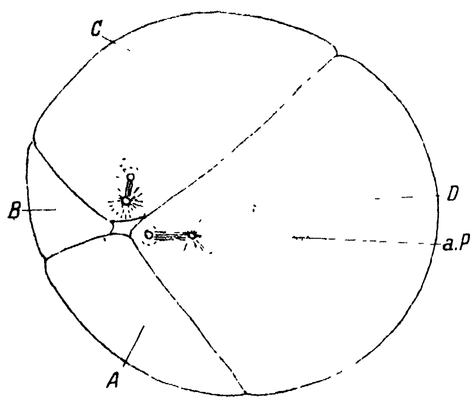


Abb. 8. Horizontalschnitt durch ein 4-Zellenstadium, nahe dem animalen Pol. Spindeln von *D* und *C* fast gleich nahe am animalen Pol und gleich weit entwickelt. *a P* animales Polplasma.

und in seiner Menge nicht feststellbaren Bildungsplasma absieht). Aus dieser Verringerung des Polplasmagehaltes kann man aber die verzögerte Beschleunigung in der Entwicklung von *D* erklären (siehe unten). Der Plasmagehalt ist auch in *CD* schon verringert. Daraus erklärt sich, daß *CD* sich nicht wesentlich früher teilt als *AB* und daß das von WHITMAN (1878) beobachtete vorübergehende Dreizellenstadium nicht beobachtet wurde. Über die Ausbildung der Spindeln ist nichts Wesentliches zu sagen. Die Spindel von *D* liegt noch frei im Dotter, es hat sich das Polplasma, wie das auch der Norm entspricht, noch nicht der Teilungsspindel angelagert. Das Polplasma ist ein kompakter, an beiden Enden etwas zugespitzter Klumpen, der sich, wie aus Abb. 8 hervorgeht, der Spindel schon sehr genähert hat.

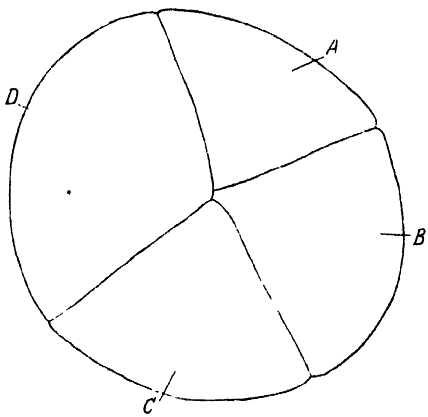


Abb. 9 Horizontalschnitt durch ein 4-Zellenstadium etwa durch die Eimitte. Vegetatives Polplasma mußte unbedingt getroffen sein, wenn es vorhanden wäre.

Auf diesem Vierzellenstadium haben sich in der Normalentwicklung die Polplasmen noch nicht vereinigt, so daß man die Anwesenheit oder Abwesenheit des vegetativen Polplasmas noch einwandfrei feststellen kann. Tatsächlich zeigt der abgebildete operierte Keim in keinem Schnitt durch ihn eine Spur vom vegetativen Polplasma, wie das schon aus der Abb. 9 hervorgeht. Dieser Schnitt geht etwa durch die Mitte des Eies, so daß das vegetative Polplasma, wenn es vorhanden wäre, unbedingt hätte getroffen werden

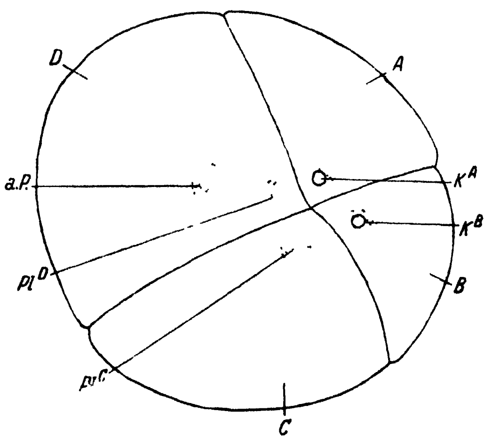


Abb. 10. Horizontalschnitt durch ein 4-Zellenstadium (gleicher Keim wie Abb. 8). Fünf Schnitte tiefer wie Abb. 8. K^A Kern von *A*, K^B Kern von *B*, *a P.* animales Polplasma, Pl^D Plasmareste der Spindel von *D*, Pl^C Plasmareste der Spindel von *C*.

müssen, da es zu dieser Zeit sicher noch so weit ins Innere des Eies reicht (vgl. SCHLEIP 1914). Abb. 10 zeigt die Plasmaansammlung um die Kerne von *A* und *B*, die noch nicht in Mitose übergegangen sind. Das in der Normalentwicklung beobachtete Zurückbleiben von *A* und *B* gegenüber *C* und namentlich *D* ist also auch für operierte Eier zutreffend; die Entwicklungsverzögerung in der Macromere *D* ist nicht so groß, daß *D* von *A* und *B* eingeholt würde.

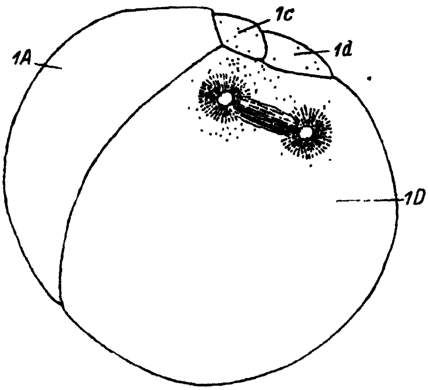


Abb. 11. Schnitt parallel zur Eiachse, von rechts nach links gerichtet. Getroffen sind 1*A*, 1*D*, 1*c*, 1*d*. Stark ausgebildete Spindel in 1*D*, die die Teilung von 1*D* in 2*D* und 2*d* durchführt

Das Aussehen der Micromeren 1 *d*, 1 *c*, 1 *b*, 1 *a* entspricht vollkommen der Beschreibung früherer Autoren. Man findet keine besondere Ansammlung von Protoplasma an den Stellen, wo die Micromeren abgeschnürt werden, und man muß den verhältnismäßig großen Reichtum dieser Zellen an Plasma darauf zurückführen, daß er aus dem Centroplasma entsteht. Wie Abb. 11 zeigt, sind auch bei meinen Versuchen die Micromeren plasmareich. Es sind auf diesem Schnitt 1 *d* und 1 *c* getroffen. Der ganze Schnitt hat vollkommen normales Aussehen und entspricht fast genau der SCHLEIPschen Abb. 21 (1914).

Die Teilung von 1 *D* in 2 *D* und 2 *d*.

In der Normalentwicklung geht noch vor der Vollendung des ersten Micromerenquartetts der Kern von 1 *D* von neuem zur Mitose über. Er entfernt sich vom animalen Pol und rückt in die von der vorhergehenden Teilung herrührenden Centroplasmamasse hinein. An diese und die sie umgebende Strahlung haben sich die beiden Polplasmen angelagert. Abb. 11 zeigt diese Verhältnisse recht deutlich und beweist, daß auch auf diesem Furchungsschritt keine Änderung gegenüber der Norm eingetreten ist. Das Polplasma, das an seiner etwas dunkleren Färbung noch leicht vom helleren Centroplasma zu unterscheiden ist, ist ganz an die Teilungsfigur herangerückt, und es hat sich im animalen Teil der Zelle 1 *D* eine scharfbegrenzte Plasmainsel ausgebildet. Innerhalb dieser Plasmainsel ist der Kern neuerdings in Mitose. Die Abbildung ist ein Schnitt parallel zur Furchungsachse, quer von links nach

rechts, also frontal. Links ist *A*, das, wie tiefer gelegene, aber nicht abgebildete Schnitte zeigen, eben die Micromere 1*a* abschnürt. Weiterhin sind die Micromeren 1 *d* und 1 *c* angeschnitten. Die Centrosomen der Teilungsfigur in 1 *D* sind gleich groß. Man könnte erwarten, daß infolge des Größenunterschiedes der Zellen 2 *D* und 2 *d* auch die Centrosomen von verschiedener Größe werden. Aus dem abgebildeten sowohl wie aus einem anderen mir von diesem Stadium zur Verfügung stehenden Präparat ist aber das nicht zu ersehen. In der Norm erstreckt sich das Polplasma in 1 *D* noch weit gegen den vegetativen Pol hin. Das konnte an meinen Präparaten nicht festgestellt werden, die Plasmainsel reicht nicht einmal bis zur Mitte des Eies, was nur auf das Fehlen des vegetativen Polplasmas zurückgeführt werden kann. Weiterhin ist auch nicht zu beobachten, daß einer Seite der Spindel mehr Plasma angelagert wäre; wenn dies der Fall wäre, so ließe es vielleicht den Schluß zu, daß das allein vorhandene animale Polplasma nur einer Tochterzelle zugeführt wird. Die einzelnen Phasen der Teilung von 1 *D* konnte ich nicht beobachten, auch SCHLEIP fand sie in seinen zahlreichen Präparaten nicht. Er nimmt an, daß sich dieser Teilungsschritt sehr rasch abspielt.

Die weiteren Furchungsteilungen.

Die nun folgenden Teilungen sind recht schwierig zu beobachten. Am lebenden Material kann man überhaupt nur mehr die Teilungen von 1 *D* und seinen Abkömmlingen verfolgen. Die Micromeren kommen bald untereinander zu liegen, außerdem teilen sie sich auch selbst noch, so daß man, wenn nicht gerade Spindeln ausgebildet sind, ihre Zugehörigkeit zu einer bestimmten Zelle nicht einmal an Schnitten mit Sicherheit feststellen kann. Da nach den bisherigen Ergebnissen ziemlich sicher vermutet werden konnte, daß sich der Furchungsverlauf in den wesentlichen Stadien von der Normalentwicklung kaum unterscheidet, wurde in der weiteren Untersuchung in der Hauptsache nur auf die Weiterentwicklung von 2 *D* und 2 *d* gesehen, die allein das Polplasma mitbekommen und den Ausgangspunkt für den mesodermalen und ectodermalen Keimstreif darstellen.

Ein wesentlich späteres Stadium zeigen die Abb. 12 und 13. In Abb. 12 ist ein Schnitt dargestellt, wo die Zelle 2 *D* eben die Micromere 3*d* abgeschnürt hat und daher selbst die Bezeichnung 3 *D* führt. 2 d^2 ist eben noch angeschnitten. Leider ist das Centrosom in 3 *D* nicht gut zu sehen, dafür ist aber die Strahlung recht deutlich ausgebildet. Der Kern von 3 *d* ist schon in Ruhe, eine Plasmastrahlung ist nicht mehr zu sehen, dagegen erscheint sie ziemlich dotterreich. In 1 *A* und 1 *B*

ist die Abschnürung von 2 *a* und 2 *b*, wie aus tiefer gelegenen Schnitten hervorgeht, schon fast vollendet. In Abb. 13 ist ein Schnitt dargestellt mit den Zellen: 3 *D*, 2 d^2, 2 *A*, 2 *B*, 2 d^1 und 3 *c*. In 2 d^2 und der von dieser Zelle abgeschnürten Micromere 2 d^1 sind die Centrosomen von einer ansehnlichen Polstrahlung umgeben und beide von ungefähr gleicher Größe. Eine ziemlich mächtige Plasmabrücke verbindet noch beide Zellen, die Spindel ist allerdings schon zurückgebildet. In ihrem verhältnismäßig großen Dotterreichtum entspricht die Micromere 2 d^1 ungefähr im Aussehen der Zelle 3 *d* in Abb. 12. In 3 *D* ist ein Rest von Polplasmensubstanz zu sehen. Nach SCHLEIP (1914) Abb. 22 müßten die Zellen 2 d^2 und 3 *D* noch mit einer Plasmabrücke verbunden sein.

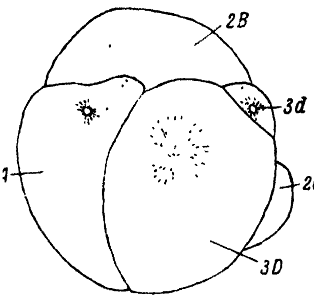


Abb. 12.

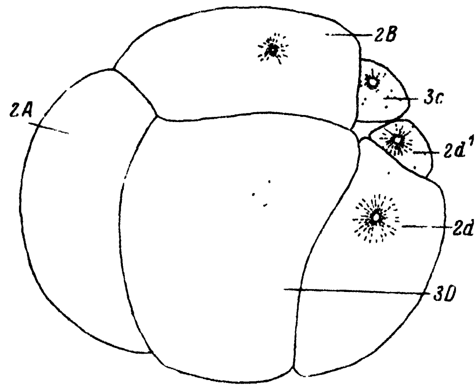


Abb 13

Abb. 12. Horizontalschnitt durch ein Ei, das aus den Zellen 2 *A*, 2 *B*, 3 *C*, 3 *D*, 2 d^1, 2 d^2, 2 *b*, 3 *c* und 3 *d* besteht. Schnitt ziemlich animal. 2 d^2 eben noch angeschnitten.

Abb. 13. Tiefer gelegener Schnitt durch den gleichen Keim wie Abb. 12. 2 *d* ist in 2 d^1 und 2 d^2 geteilt.

Das ist in meinen Präparaten, wie aus dem Schnitt hervorgeht, nicht der Fall. Es läßt sich das wohl mit Sicherheit auf das Fehlen des vegetativen Polplasmas zurückführen. Das Plasma selbst ist in den beiden Zellen um die Spindel konzentriert und im Vergleich zu den anderen großen Blastomeren in ziemlicher Menge vorhanden; man kann also annehmen, daß das animale Polplasma den beiden Zellen 3 *D* und 2 d^2 in gleichen Mengen zugewiesen wurde. Es wurde das schon früher erwähnt. Abb. 13 zeigt weiterhin die Micromere 3 *c*; 3 *C* ist im Schnitt nicht getroffen. In 2 *B* sieht man den einen Pol der Spindel, die 2 *b* abgeschnürt hat. In Abb. 14 endlich ist ein Schnitt durch dieses Stadium auf der vegetativen Seite des Eies dargestellt. Es sind 2 d^2, 3 *D*, 2 *A*, 2 *B* und 3 *C* getroffen, also alle fünf großen Blastomeren, aus denen der Keim zu diesem Zeitpunkt besteht. Außerdem ist bei *V.St.* die

Verletzungsstelle zu sehen. Sie ist wieder, wie das schon beschrieben wurde, daran zu erkennen, daß das dort befindliche Eimaterial, zerquetschte Dotterkügelchen und etwas vacuoliges Plasma, durch eine nachträglich entstandene Scheidewand vom übrigen Ei getrennt ist.

Nun kommt auch 3 *D* zur Teilung, und zwar in der für *Clepsine* typischen Art und Weise, die die Furchung von *Clepsine* von der der Polychäten, mit der sie bisher weitestgehend übereinstimmt, unterscheidet. Es entstehen nämlich aus 3 *D* zwei gleichgroße Zellen, die auch die gleiche entwicklungsgeschichtliche Bedeutung haben. Sie stellen die beiden Urmesodermzellen dar (*Mr* und *Ml*, rechte bzw.

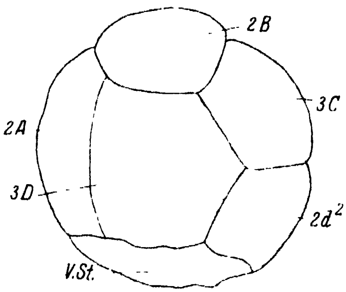


Abb 14

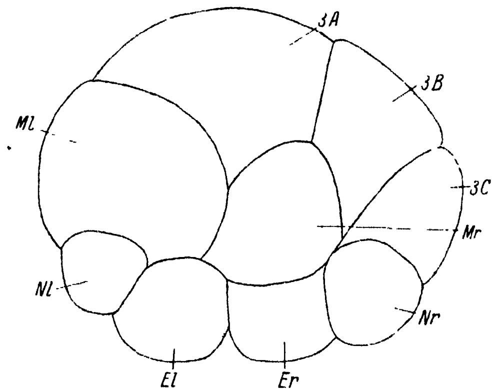


Abb. 15.

Abb. 14. Schnitt durch einen Keim etwa gleichen Stadiums wie Abb. 13. Zeigt die fünf großen Zellen, die am vegetativen Pol um diese Zeit für dieses Stadium typisch sind. 2*A*, 2*B*, 3*C*, 3*D*, $2d^2$. *V.St* Verletzungsstelle

Abb. 15. Horizontalschnitt durch ein Stadium, wo die beiden Urmesodermzellen bereits gebildet sind. Zeigt deren typische Lage. *Mr*, *Ml* rechte, linke Urmesodermzelle, *Nl*, *El*, *Er*, *Nr* Teloctoblasten.

linke Urmesodermzelle). Leider besitze ich kein Präparat, wo diese Teilung eben stattfindet, sondern nur solche, wo sie schon vollzogen ist. Da aber die Lage der beiden aus 3 *D* entstandenen Urmesodermzellen genau mit den Angaben für die Normalentwicklung übereinstimmt, besteht kein Zweifel, daß auch der Teilungsprozeß ähnlich wie in der Norm vor sich geht. Die Lage der beiden Urmesodermzellen ist aus Abb. 15 zu ersehen. Leicht kenntlich sind sie auch an ihrem größeren Plasmagehalt. Nach Schleip — und ich konnte mich an Normalserien selbst davon überzeugen — ist die in diesen beiden Urmesodermzellen ausgebildete Strahlung so deutlich und so stark, daß sie die beiden fast kugeligen Zellen fast bis an ihre Oberfläche durchsetzt. Plasmareicher sind diese beiden Zellen auch an meinen Schnitten, doch weitaus nicht in dieser ausgiebigen Weise, wie das für die Norm festgestellt ist. Ohne

Zweifel ist das auf das Fehlen des vegetativen Polplasmas zurückzuführen. Überhaupt ist der unverhältnismäßig geringe Plasmagehalt aller in der Normalentwicklung durch großen Plasmareichtum ausgezeichneten Zellen bei meinen angestochenen Keimen namentlich auf diesen späteren Stadien typisch. Es ist bekannt, daß während der Entwicklung des *Clepsine*-Eies dadurch, daß Dotter in Plasma umgewandelt wird, der Plasmagehalt dauernd im Anwachsen begriffen ist. Auch bei meinen Versuchen kann dieses Anwachsen beobachtet werden, doch zeigen sämtliche Zellen und vor allem die späteren Keimstreifzellen ganz deutlich, daß das Fehlen des vegetativen Polplasmas sich in erster Linie dadurch bemerkbar macht, daß damit auch der Zuwachs an Plasma ganz bedeutend abnimmt. Recht eindrucksvoll für das Aussehen eines Keimes auf diesem Stadium ist auch Abb. 16. Dieser Schnitt gibt den charakteristischen Bau des Eies zu dieser Zeit wieder, wie ihn schon WHITMAN beschrieben hat. Am animalen Pol, aus Abb. 16 natürlich nicht ersichtlich, liegt die Kappe von Micromeren, welche jetzt schon mehrschichtig ist. Fast alle übrigen Zellen sind in Abb. 16 quer getroffen und lauter große Blastomeren, nämlich die drei Macromeren 3 *A*, 3 *B* und 3 *C*, der rechte Telectoblast *Tr*, der linke Telectoblast *Tl*, sowie schließlich die rechte Urmesodermzelle *Mr* und die linke Urmesodermzelle *Ml*. Die Zelle *Mr* liegt in der Mitte des

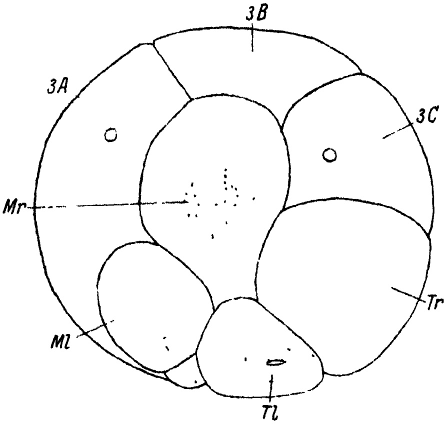


Abb. 16. Schnitt durch einen Keim, wo die fur dieses Stadium typischen sieben großen Zellen zu sehen sind. (3 *D* hat sich in *Mr* und *Ml* geteilt, $2d^2$ in *Tr* und *Tl*.) Zwischen *Tr* und *Tl* ist noch eine ansehnliche Plasmabrücke vorhanden, die die Zusammengehörigkeit dieser Zellen beweist.

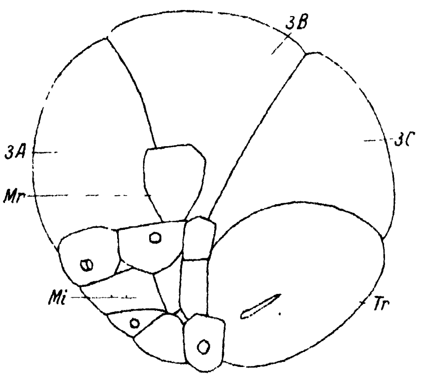


Abb. 17. Etwas hoher gelegener Schnitt durch den gleichen Keim wie Abb. 16. Zeigt die Fortsetzung der Plasmabrücke zwischen *Tr* und *Tl* in *Tr*. Außerdem Micromeren der bereits mehrschichtigen Micromerenkappe. *Mi* Micromeren.

Keimes, an sie grenzen die übrigen großen Blastomeren an. Dadurch zeigt *Mr* in Schnitten senkrecht zur Furchungsachse einen polygonalen Umriß, wie das auch aus Abb. 16 hervorgeht. Von den Ecken dieses Vielecks verlaufen geradlinig oder in leichtem Bogen die Grenzen zwischen den anderen großen Blastomeren bis an die Oberfläche. Abb. 17 zeigt einen Schnitt durch den gleichen Keim wie Abb. 16, und zwar in der Nähe des animalen Poles. Man sieht die bereits mehrschichtige Micromerenkappe, die rechte Urmesodermzelle *Mr* (die linke *Ml* ist nicht getroffen), den rechten Telectoblasten *Tr* (der linke ist nicht getroffen), ferner die drei Macromeren 3*A*, 3*B* und 3*C*.

Die Bildung des mesodermalen Keimstreifs.

Nachdem nun festgestellt war, daß die beiden Urmesodermzellen, wenn man vom geringeren Plasmagehalt absieht, in ganz regelmäßiger Weise gebildet werden, so war die nächstliegende Frage die, ob die beiden Zellen auch noch imstande sind, Zellen des mesodermalen Keimstreifs zu sprossen. Tatsächlich hat sich dies nun auch bei allen Keimen bestätigt. Es bildet sich sehr bald in jeder der beiden Zellen innerhalb des alten Centroplasmas eine neue Spindel aus. Anfangs ziemlich gleichpolig, verlagern sie sich später exzentrisch, wobei sie mit ihrer Längsachse verschiedene Richtungen einnehmen. Die Spindel von *Ml* ist meist nach rechts und animalwärts, die von *Mr* nur animalwärts gerichtet. Sehr bald bildet sich dann an dieser Stelle eine kleine knospenförmige Zelle, die erste Zelle des linken bzw. rechten Mesodermstreifs. Anschaulich ist dies in Abb. 18 dargestellt. Man sieht die rechte Urmesodermzelle, deren Plasmaansammlung exzentrisch liegt, und an dieser Stelle eine Vorwölbung, eine mesodermale Keimstreifzelle, die gerade abgeschnürt wird. Abb. 19 zeigt das auch noch bei stärkerer Vergrößerung. Rein ihrer Form nach gleichen diese Keimstreifzellen ganz den Beschreibungen, wie sie WHITMAN und SCHLEIP geben. Aber ein Unterschied fällt gegenüber der normalen Entwicklung sofort auf.

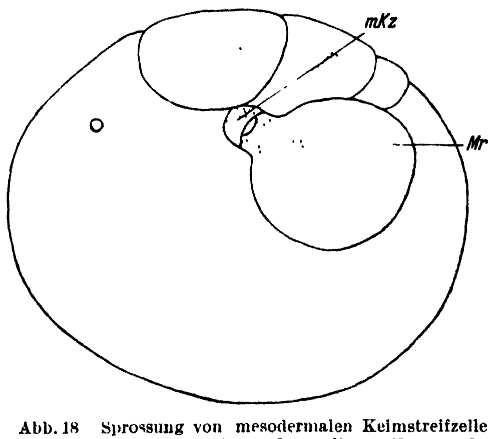


Abb. 18. Sprossung von mesodermalen Keimstreifzellen durch *Mr*. *Mr* rechte Urmesodermzelle, *mKz* mesodermale Keimstreifzellen.

Weder WHITMAN noch SCHLEIP haben eine genaue Beschreibung der Struktur dieser Keimstreifzellen, wenigstens was ihren Plasmagehalt anbelangt, gegeben. Ich habe diesen nun bei den mir zur Verfügung

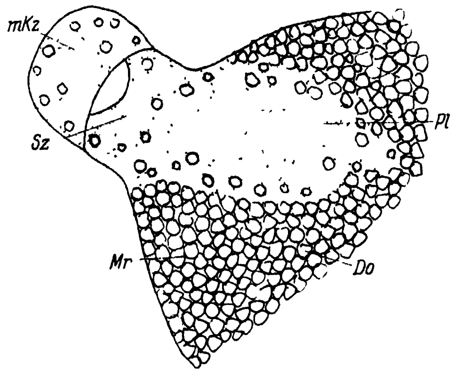


Abb. 19. Abb. 18 bei stärkerer Vergrößerung. *mKz* mesodermale Keimstreifzelle, *Sz* Zelle die eben gesproßt wird, *Mr* rechte Urmesodermzelle, *Do* Dotter, *Pl* Plasma, Dotterkugeln im Plasma.

stehenden Präparaten normaler Keime untersucht. In den Abb. 19 und 20 sind zwei solcher Zellen, die eine aus einem mesodermalen Keimstreif, wie ich ihn bei meinen Versuchen erhielt, die andere aus einem

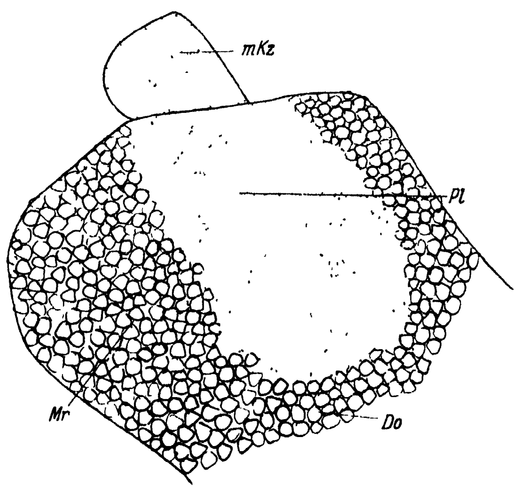


Abb. 20. Urmesodermzelle eines normalen Keimes mit gesproßter Keimstreifzelle bei stärkerer Vergrößerung. *mKz* mesodermale Keimstreifzelle, *Mr* rechte Urmesodermzelle, *Pl* Plasma, *Do* Dotter. Plasma ohne Dottereinschlüsse.

normalen Keim, gegenübergestellt. Das auffallendste dabei ist, daß in den normalen mesodermalen Keimstreifzellreihen fast nie Dotterkugeln vorhanden sind, und wenn sie wirklich sich vorfinden, so sind sie nur

minimal kleine Pünktchen, denen man aber die Dotterkugelgestalt gerade noch ansieht. Man bekommt direkt den Eindruck, als wenn die Dotterkugeln in den Zellen regelrecht »verdaut« würden, und zwar von

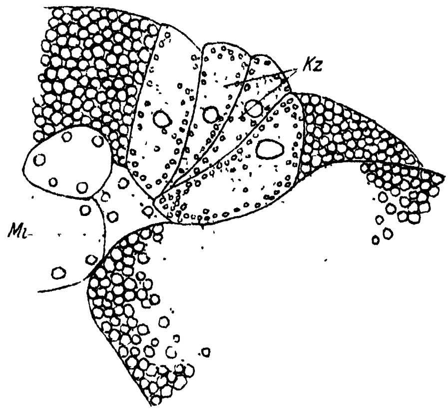


Abb. 21. Mesodermale Keimstreifzellreihe aus einem operierten Keim. Keimstreifzellen (*Kz*) mit Dottereinschlüssen. *Mi* Micromeren.

dem bereits vorhandenen Plasma. In den mesodermalen Keimstreifzellen der angestochenen Keime finden sich immer eine größere Menge von Dotterkugeln, die ganz ihre normale Gestalt haben, vielleicht manchmal etwas kleiner sind, aber nie so klein wie in normalen Keimstreifzellen. Je

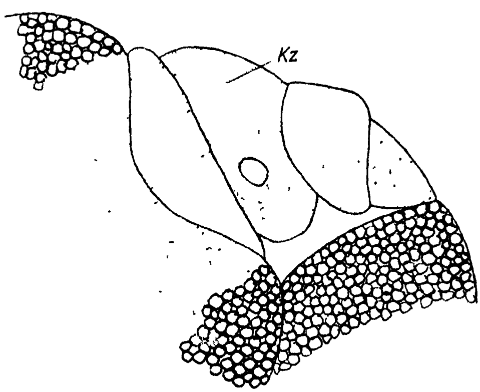


Abb. 22. Mesodermale Keimstreifzellreihe aus einem normalen Keim. Keimstreifzellen (*Kz*) ohne Dottereinschlüsse.

mehr Keimstreifzellen abgeschnürt werden, desto deutlicher macht sich diese Erscheinung bemerkbar. In den Abb. 21 und 22 habe ich mehrere mesodermale Keimstreifzellen eines operierten und eines normalen Keimstreifs abgebildet. Auch daraus geht klar hervor, daß die normalen Keim-

streifzellen die experimentell beeinflußten an Plasmareichtum bedeutend übertreffen. Ich halte diesen Befund für wichtig und werde im Allgemeinen Teil darauf noch zu sprechen kommen. Aus diesen Befunden an meinen Präparaten, die aus Stadien stammen, wo auch in der Norm der mesodermale Keimstreif gebildet wird, geht eindeutig hervor, daß auch von Eiern, bei denen das vegetative Polplasma entfernt ist, rein morphologisch ein mesodermaler Keimstreif gebildet wird. Inwieweit diese Zellen in ihren physiologischen Fähigkeiten einem solchen entsprechen, ist zweifelhaft, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird.

Die Frage der Bildung des ectodermalen Keimstreifs.

Schleip (1914) hat in seiner Untersuchung mit der Ausbildung der Telectoblasten abgeschlossen, so daß aus seiner Arbeit die Entwicklung des ectodermalen Keimstreifs nicht ersehen werden kann. Auch Whitman (1878) gibt keine genauen Angaben, wann und von welchen Zellen zuerst ectodermale Keimstreifzellen gesproßt werden. Aus seinen Abbildungen wäre zu entnehmen, daß ectodermale Keimstreifzellen erst vorhanden sind, wenn jederseits vier Telectoblasten gebildet sind. Diese Frage ist also noch nicht entschieden. Meine Experimente zeigten nun, daß während der Telectoblastenbildung (ungefähr auf dem Stadium von sechs Telectoblasten) alle Keime absterben. In Spalte VII der Tabellen (S. 214) sind alle Ausfälle auf diesem Stadium (abgesehen von den fixierten Keimen) eingetragen. Daraus ergibt sich, daß Eier, bei denen das vegetative Polplasma entfernt war, sich nicht zu Embryonen mit aktiven Lebensäußerungen entwickeln können. Die Verletzung an und für sich kann dafür nicht verantwortlich gemacht werden; denn wenn man statt des vegetativen Polplasmas einen Teil des Dotters, einen der Masse des vegetativen Polplasmas gleichkommenden oder sogar einen bedeutend größeren Teil entnimmt, ist die Entwicklung bis zum beweglichen Würmchen ohne weiteres möglich. Auch irgendwelche andere Außenbedingungen können nicht der Anlaß für das Absterben der Keime ohne vegetatives Polplasma sein. Dafür wurde folgender Versuch gemacht: Es wurden normale Eier, solche, bei denen das vegetative Polplasma, und endlich solche, bei denen eine bedeutende Menge Dotter entfernt war, in einem und demselben Zuchtschälchen gehalten. Die Keime waren nur durch schmale Plastilinstreifen, über die das Wasser hinwegreichte, getrennt. Wieder starben nur die Eier auf dem Telectoblastenstadium ab, bei denen das vegetative Polplasma entfernt war. Daraus kann, wie ich glaube mit Recht, der Schluß gezogen werden, daß dem vegetativen Polplasma eine aus-

schlaggebende Bedeutung für die in diesem Stadium beginnende Bildung der Organanlage zukommt.

Die Telectoblasten werden, soweit es infolge des frühzeitigen Absterbens der Keime beobachtet werden konnte, wie in der Norm gebildet.

Nach den Untersuchungen von Herrn KARL JOSEPH MULLER (vgl. oben S. 215) geht die Telectoblastenbildung normalerweise folgendermaßen vor sich: Die Zelle 2 d^2 teilt sich bei horizontaler Spindelstellung in *Tr* und *Tl*, die beiden Urtelectoblasten. Diese schnüren je eine Micromere zur Micromerenkappe hin ab. Darauf teilt sich *Tr* und *Tl* wieder bei horizontaler Spindelstellung in *Nl*, *El*, *Er* und *Nr*. *Nr* und *Nl* sind die beiden Neuroblasten. *El* und *Er* schnüren je eine Micromere zur Medianlinie hin ab, während *Nr* und *Nl* je eine nach vorn hin abschnüren. Weiterhin teilt sich *El* bei vertikaler Spindelstellung in El^3 und El^{1+2}, *Er* ebenso in Er^3 und Er^{1+2}. Schließlich teilt sich El^{1+2} bei horizontaler Spindelstellung in El^1 und El^2, Er^{1+2} in Er^1 und Er^2.

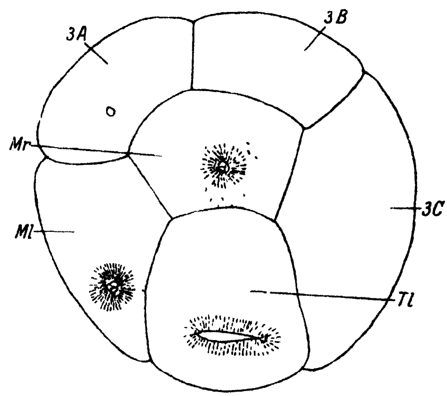


Abb. 23. Zeigt zusammen mit den Abb. 16 und 17 die eben vollzogene Teilung von $2d^2$ in *Tr* und *Tl*. Reihenfolge der Schnitte von der Micromerenkappe aus. Abb. 17, 16, 23.

Bei der vorliegenden Untersuchung konnten natürlich alle diese Vorgänge nicht bis ins einzelne verfolgt werden, da Keime nicht in der hierzu notwendigen Zahl und aus allen Stadien zur Verfügung standen. Dies ist, wie schon erwähnt, durch die immerhin ziemlich schwierige Operation bedingt. Aber trotzdem konnte, soweit die Keime am Leben bleiben, also etwa bis zum Sechs-Telectoblastenstadium, nachgewiesen werden, daß bei den operierten Eiern die Telectoblastenbildung genau so verläuft, wie es Herr K. J. MULLER fand. In Abb. 16, 17, 23 sind drei Schnitte durch ein Stadium gegeben, wo sich $2d^2$ in die beiden Urtelectoblasten geteilt hat (*Tr* und *Tl*). Es sind also außer der Micromerenkappe sieben große Zellen vorhanden, und zwar 3 *A*, 3 *B* und 3 *C*, *Mr* und *Ml*, *Tr* und *Tl*. Der Keim ist leider nicht ganz genau horizontal, sondern, vom animalen Pol aus gesehen, etwas schräg von rechts oben nach links unten geschnitten. In Abb. 17 ist *Tr* getroffen, außerdem die drei Entodermzellen 3 *A*, 3 *B* und 3 *C* und noch ein kleines Stück von *Mr* und von der Micromerenkappe. In *Tr* ist ein Plasmarest zu

sehen, der von der vorhergehenden Teilung herrührt. Das Centrosom stellt sich in allen drei Schnitten als ein langgestrecktes, ungefärbtes Gebilde dar, ganz ähnlich, wie es Schleip in seiner Fig. 35 wiedergibt. In dem tiefergelegenen Schnitt Abb. 16 sehen wir die beiden Urtelectoblasten *Tr* und *Tl*, die mit einer deutlichen Plasmabrücke miteinander verbunden, aber als Zellen doch schon vollkommen getrennt sind. Ferner sind die beiden Urmesodermzellen *Mr* und *Ml*, jede mit größeren Plasmabezirken, und die drei Zellen 3 *A*, 3 *B* und 3 *C* getroffen. In Abb. 23 endlich ist *Tl* zu bemerken, *Mr* und *Ml* haben eine deutliche Strahlung ausgebildet, die darauf hindeutet, daß sie sich zur Abschnürung von mesodermalen Keimstreifzellen anschicken. Bei der Bildung der Telectoblasten teilt sich nun, nachdem sie vorher eine Micromere nach oben abgeschnürt haben, *Tr* in *Nr* und *Er*, *Tl* in *El* und *Nl*. Diese Teilung sieht man in Abb. 15 vollzogen. Zur Figur ist weiter nichts zu sagen. Ich habe den Schnitt so gewählt, daß alle vier Telectoblasten gut zu erkennen sind. Sie nehmen eine ganz normale Lage ein, auch sonst unterscheidet sich der Schnitt in nichts von der Norm.

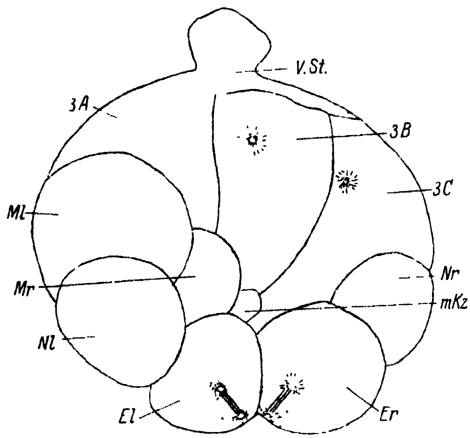


Abb. 24. Schnitt durch ein Stadium mit jederseits zwei Telectoblasten: *Nr*, *Er*, *El*, *Nl*. *El* und *Er* bilden eben Spindeln zur Abschnürung einer Micromere gegen die Medianebene zu aus. *V.St.* Verletzungsstelle, *mKz* mesodermale Keimstreifzelle.

Ein etwas späteres Stadium als dieses zeigt Abb. 24. Man sieht auf diesem Schnitt sehr schön, wie *Er* und *El* gegen die Medianebene zu eine Micromere abschnüren. Weiterhin geht aber daraus hervor, daß die operierten Eier sich auch auf diesem doch schon recht vorgeschrittenen Stadium noch ganz normal furchen. Die Verletzungsstelle dieses Keimes ist in Abb. 4 vergrößert wiedergegeben, da sie sehr eindrucksvoll zeigt, wie aller abgestorbener Dotter und zurückgebliebenes vegetatives Polplasma aus dem Ei entfernt werden. Es wurde schon erwähnt, daß alle operierten Keime ungefähr auf dem Sechstelectoblastenstadium absterben. In der Abb. 25 ist ein Schnitt aus einem Keim dieses Stadiums wiedergegeben. Es sind alle sechs Telectoblasten angeschnitten. Um das zu ermöglichen, konnte nicht darauf geachtet

werden, daß ein Schnitt reproduziert wird, bei dem in den Telectoblasten die einzelnen Spindeln klar und deutlich zu sehen sind. Nach K. J. MÜLLER teilt sich *El* bei vertikaler Spindelstellung in El^3 und El^{1+2}, ebenso *Er* in Er^3 und Er^{1+2}. Dadurch kommt Er^3 bzw. El^3 mehr oder weniger über und hinter Er^{1+2} und El^{1+2} zu liegen. Das ist recht deutlich aus der Abb. 25 zu ersehen. Außer den drei Macromeren 3 *A*, 3 *B* und 3 *C* sind in diesem Schnitt noch getroffen: die Urmesodermzelle *Ml* und die sechs Telectoblasten *Nl*, El^{1+2}, El^3, Er^3, Er^{1+2}, *Nr*, ferner ein Stück des linken mesodermalen Keimstreifs, zwei Zellen des rechten mesodermalen Keimstreifs und zwei Micromeren, die nach den Befunden K. J. MÜLLERS wohl von *Nl* stammen. Mit Sicherheit kann das bei diesem Keim nicht gesagt werden, da eine Spindel nicht zu sehen ist. In den Entodermzellen 3 *A* und 3 *C* sind zwei Kerne getroffen. Diese stammen von der Kernvermehrung, die, wie von WHITMAN und SCHLEIP festgestellt wurde, in den drei Macromeren *A*, *B* und *C* etwa seit der Entstehung der Urmesodermzellen stattfindet. Wie diese Abb. 25 zeigt, ist auch auf diesem Stadium das Aussehen des Keimes noch vollkommen normal, wenn man von dem geringen Plasmagehalt der Zellen absieht, worauf schon früher hingewiesen wurde.

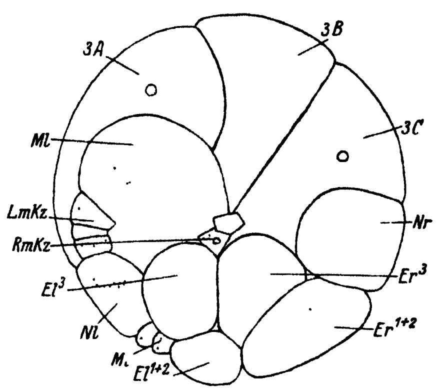


Abb. 25. Schnitt durch ein Stadium mit jederseits drei Telectoblasten: *Nl*, El^3, El^{1+2}, Er^{1+2}, Er^3, *Nr*. *LmKz* linke, *RmKz* rechte mesodermale Keimstreifzellen, *Mi* Micromeren.

Spätere Stadien als sechs Telectoblasten habe ich unter meinen Präparaten nicht. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß nicht eventuell acht Telectoblasten gebildet werden, daß sich also Er^{1+2} und El^{1+2} nicht noch in Er^1 und Er^2 und El^1 und El^2 teilen. Aus der Technik der Untersuchung ist es aber verständlich, warum mir solche Stadien, wenn sie vorkommen, nicht mehr zur Verfügung stehen. Zuerst wurde bei der experimentellen Untersuchung darauf geachtet, ob aus den Keimen Embryonen entstehen. Das trat nie ein, sondern alle starben auf dem Telectoblastenstadium ab. Nun wurden Keime fixiert, denen schon äußerlich anzumerken war, daß sie dem Absterben nahe sind. Solche Schnitte zeigten aber, daß es ganz unmöglich war, sie so zu färben, daß man Zellgrenzen usw. unterscheiden kann. Der Dotter und das Plasma

solcher Keime machten im Schnitt einen vollkommen macerierten Eindruck. Wie schon gesagt, mögen unter diesen Keimen solche mit acht Telectoblasten sich befinden, doch läßt sich das bei ihrem Erhaltungszustand nicht feststellen. Ich vermute, daß das Absterben der operierten Keime nicht stets genau auf dem gleichen Stadium erfolgen wird. Fest steht aber, daß ich bei keinem Keim eine Entwicklung bis zu einem ausgebildeten ectodermalen Keimstreif, geschweige denn bis zum lebensfähigen Embryo erhielt, obwohl die Keime auf dem Sechstelectoblastenstadium, abgesehen vom Plasmamangel, noch vollkommen den normalen Keimen gleichen, wie aus Abb. 25 hervorgeht.

B. Allgemeiner Teil.

Durch die Entfernung des vegetativen Polplasmas wird das Ei zu einem Eifragment, die vorgenommenen Experimente sind Defektversuche. Durch Defektversuche ist bei *Tubifex* (PENNERS 1925) nachgewiesen, daß die Polplasmen den Zellen, in die sie gelangen, besonders große Potenzen den anderen Zellen gegenüber verleihen. Dasselbe zeigten bezüglich des vegetativen Polplasmas (= Pollappen) CRAMPTON (1896) und E. B. WILSON (1904a) bei Mollusken. Für die Beurteilung meiner Ergebnisse an *Clepsine* ist wesentlich, daß bei Oligochäten und Hirudineen die beiden Polplasmen im Laufe der Furchung vereinigt werden und dann erst in die beiden Somatoblasten gelangen.

I. Einfluß des vegetativen Polplasmas auf die Furchungsweise.

1. Die Frage des Einflusses des vegetativen Polplasmas auf die Teilungsrichtungen.

Aus meinen Befunden geht mit Sicherheit folgendes hervor: Das Ei kann sich ohne vegetatives Polplasma erstens furchen und zweitens bis zur Ausbildung von mindestens sechs Telectoblasten vollkommen normal furchen. Furchungsfähigkeit und Furchungsverlauf hängen also offenbar nicht vom Vorhandensein des vegetativen Polplasmas ab. In bezug auf das vegetative Polplasma erhielten CRAMPTON (1896) und WILSON (1904a) bei den Mollusken *Ilyanassa* bzw. *Dentalium* bis auf einen Punkt die gleichen Ergebnisse. Beide haben auf dem sogenannten Kleeblattstadium (Stadium der ersten Furchungsteilung) den Pollappen (= vegetatives Polplasma) entfernt. Es geht dann die Furchung bei *Ilyanassa* und *Dentalium* ungestört weiter, ohne daß aber beim zweiten und dritten Furchungsschritt der normalerweise immer auftretende Pollappen gebildet wird. Auf dem Vierzellenstadium sind dann vier gleich große Blastomeren vorhanden, während in der Normalent-

wicklung eine größere Zelle, der D-Quadrant, auftritt. Das stellt aber eine Abänderung dar, die zu erwarten ist. Da der Pollappen entfernt wurde, kann er auch nicht in CD bzw. D gelangen. Daher sind diese Zellen auch nicht größer als ihre Schwesterzellen. Auch in späteren Stadien macht sich bei *Ilyanassa* und *Dentalium* in den Abkömmlingen von D, die normalerweise die Pollappensubstanz erhalten, noch bemerkbar, daß sie infolge Fehlens dieser Substanz kleiner als in der Norm sind. Es steht also auch für diese Eier fest, daß sie sich ohne vegetatives Polplasma furchen können, und daß der Furchungsverlauf bis in späte Stadien, abgesehen von den Größenverhältnissen verschiedener Zellen, vollkommen normal ist.

Zu einem auf den ersten Blick abweichenden Ergebnis über den Furchungsverlauf kam SCHLEIP (1914b) bei zentrifugierten *Clepsine*-Eiern. Die Zentrifugierung bewirkt eine Neuordnung der Stoffe im Ei. Dadurch wird bei *Clepsine*-Eiern die Furchung deutlich beeinflußt. Dieses abweichende Ergebnis steht aber insofern nicht im Widerspruch mit dem vorher Gesagten, als es sich bei den Zentrifugierungsversuchen um Verlagerungsversuche handelt, während die Entfernung des vegetativen Polplasmas einen Defektversuch darstellt. Bei diesem wird nur das vegetative Polplasma entfernt, sonst bleibt die Plasmaorganisation des Eies unverändert. Beim Zentrifugieren tritt im *Clepsine*-Ei eine starke Veränderung der Anordnung der Plasmasubstanzen ein, die zu einer Abänderung der Furchungsweise führt.

Das gleiche Ergebnis erzielte v. PARSEVAL (1922) am ungefurcht zentrifugierten *Tubifex*-Ei. Durch das Zentrifugieren werden die Polplasmen mit dem übrigen Plasma vollkommen vermischt, und auch hier tritt als Folge eine Abänderung der ersten Teilungsrichtungen ein.

Weiter ist hier noch Bezug zu nehmen auf kürzlich erschienene Arbeiten von WHITAKER und T. H. MORGAN (1930) und von E. B. WILSON (1929, 1930). MORGAN und WHITAKER teilten das Ei von *Chaetopterus* äquatorial in zwei Hälften, so daß die eine den Pollappen, der dem vegetativen Polplasma homolog ist, erhielt, die andere nicht. Beide Fragmente bilden bei der ersten Teilung wie in der Norm zwei ungleich große Zellen, also tritt wenigstens dieses Charakteristikum der normalen Furchung auch ohne vegetatives Polplasma ein. Über den weiteren Furchungsverlauf berichten die beiden Autoren nichts.

E. B. WILSON (1929) zentrifugierte *Chaetopterus*-Eier bei sehr hoher Umdrehungszahl: Das Plasma schichtete sich in drei Zonen, und das Ei zerfiel in Fragmente, die aus einer beliebigen oder aus zwei oder drei dieser Zonen hervorgehen können. Es gibt dabei kernlose und kern-

haltige Bruchstücke. Beide können befruchtet werden und entwickeln sich zu schwimmenden Zwerglarven, die manchmal ganzen Larven sehr ähnlich sind. In diesem Zusammenhang interessiert nur die Furchungsweise der Fragmente. Sie furchen sich bis in späte Stadien streng nach dem Typ des normalen ganzen Eies, allerdings kann der erste Furchungsschritt von der Bildung eines Pollappens begleitet sein oder nicht. Daraus schließt WILSON, daß das *Chaetopterus*-Ei in bezug auf die Furchung (in bezug auf die Potenzen: siehe unten!) dem regulativen Typ angehört. Angaben über die Häufigkeit der regulativen Furchungsweise, d. h. über die Häufigkeit normaler inäqualer Zweizellenstadien, bringt WILSON (1930) in einer späteren Arbeit. Aus dieser geht folgendes hervor: Normale (inäquale) Zweizellenstadien entstanden: Beim Zentrifugieren vor der Befruchtung aus 85% der Fragmente, beim Zentrifugieren 2 Minuten nach der ersten Richtungskörperbildung aus 68% der Fragmente, beim Zentrifugieren 10 Minuten nach der zweiten Richtungskörperbildung nur aus 4% der Fragmente. Im normalen Ei von *Chaetopterus* bildet sich die Plasmaorganisation erst bei der Reifung aus (LILLIE 1906, 1909). Es ist daher anzunehmen: 1. daß die Fragmente die Fähigkeit zu Regulationen besitzen, wenn die Plasmaorganisation bei ihrer Bildung noch nicht entstanden war und daher vermutlich erst in den Fragmenten entsteht, 2. daß die Regulation der Furchung nicht eintritt, wenn die Fragmente erst nach der Ausbildung der Plasmaorganisation gebildet werden und daher nur Bruchstücke dieser Organisation enthalten. Das dürfte wohl auch die Auffassung WILSONS in dieser neueren Arbeit sein. So liegen also die Verhältnisse bei *Chaetopterus* sehr ähnlich wie bei *Clepsine*: Ein nach Ausbildung seiner Plasmaorganisation zentrifugiertes *Clepsine*-Ei furcht sich nach SCHLEIP (1914b) abnorm, ebenso furchen sich die nach Ausbildung der Plasmaorganisation aus dem *Chaetopterus*-Ei entstandenen Fragmente nach WILSON fast alle abnorm. Wenn nach ausgebildeter Plasmaorganisation das vegetative Polplasma (bzw. der Pollappen) entfernt wird, so furchen sich *Chaetopterus*- wie *Clepsine*-Eier normal, was für *Chaetopterus* allerdings nur bis zum Zweizellenstadium (vgl. auch D. WHITAKER und T. H. MORGAN [1930)], für *Clepsine* aber bis zu späten Entwicklungsstadien nachgewiesen ist.

2. Einfluß des vegetativen Polplasmas auf die Furchungsgeschwindigkeit.

Beim Vergleich der Entwicklungsgeschwindigkeit von operierten Eiern mit normalen kann man operierte ganze Eier und normale ganze Eier, oder entsprechende Zellen von operierten und normalen Keimen, einander gegenüberstellen.

Bei operierten ganzen Eiern scheint direkt nach der Operation ein gewisses Ruhestadium einzutreten; denn solche Eier bilden später als normale Vergleichseier die erste Furche, aber auch dieser Zeitpunkt ist bei den einzelnen Eiern verschieden. Hatte dann aber die Weiterfurchung begonnen, so vergrößerte sich der Vorsprung der normalen gegenüber den operierten Keimen nicht mehr, wenigstens soweit am lebenden Material der Furchungsverlauf zu beobachten ist. Diesen Befund machte auch PENNERS (1925) an Teilkeimen von *Tubifex* bei Abtötung einzelner Blastomeren; seine Angaben über die ersten Furchungsvorgänge hinsichtlich der Entwicklungsverzögerung stimmen mit meinen Beobachtungen überein. Ein morphologischer Befund, der diesen vorübergehenden Entwicklungsstillstand nach Entfernung des vegetativen Polplasmas erklären könnte, war nicht zu erheben. Wenn wir ihn mit der Annahme einer Schockwirkung erklären wollen, so ist das doch nichts anderes, als ein Wort für ein in diesem Falle unbekanntes Geschehnis.

Wie schon im experimentellen Teil hervorgehoben wurde, tritt bei den polplasmahaltigen Zellen von operierten Keimen gegenüber normalen eine Verzögerung der Entwicklungsgeschwindigkeit ein. In der Normalentwicklung wird 1 *d* viel früher als 1 *c*, 1 *b* und 1 *a* gebildet. In der Entwicklung ohne vegetatives Polplasma ist zwar ein geringer Vorsprung von 1 *d* auch noch vorhanden, doch sind die Spindeln von *C*, *B* und *A*, die die Abschnürung von 1 *c*, 1 *b*, 1 *a* am animalen Pol vorbereiten, schon ganz nahe an diesen herangerückt. Namentlich ist die Spindel von *C* fast so weit ausgebildet wie die von *D*. Diese Erscheinung läßt sich mit bestehenden Ansichten und Ergebnissen in Einklang bringen. Als erster hat KOFOID (1894) darauf hingewiesen, daß Zellen mit größerem Plasmagehalt in der Furchung den anderen Zellen vorauseilen, und zwar ist nach KOFOID der absolut größere Plasmagehalt einer Zelle bei Anneliden und Mollusken dafür verantwortlich zu machen. Diese Ansicht KOFOIDS fand z. B. eine Bestätigung durch die Untersuchungen SCHLEIPS (1914b) am zentrifugierten *Clepsine*-Ei: Im normalen *Clepsine*-Ei teilt sich die Micromere 2 *d* langsamer als die Macromere 2 *D*. Beide Zellen enthalten zwar gleichviel Polplasma, aber 2 *d* ist nur halb so groß wie 2 *D* und enthält daher, absolut genommen, weniger zwischen den Dotterschollen verteiltes Plasma. Bei Keimen, die auf dem Sechszellenstadium zentrifugiert werden, gelangt aber in 2 *d* mehr Polplasma und mehr Plasma überhaupt, und in solchen Eiern teilt sich auch 2 *d* früher als 2 *D*. Meine Beobachtungen stimmen also mit den Ergebnissen SCHLEIPS überein.

II. Der Einfluß des vegetativen Polplasmas auf die Differenzierung.

1. Die Bedeutung der Polplasmen als organbildende Stoffe nach früheren Untersuchungen.

Crampton (1896) hat als erster mit Erfolg Isolierungsversuche einzelner Blastomeren an Molluskeneiern durchgeführt, und zwar an *Ilyanassa obsoleta*. Die Furchung dieser Schnecke ist eine typische Spiralfurchung mit der ja weitverbreiteten Erscheinung, daß ein am vegetativen Pol gelegener Pollappen gebildet wird. Dieser Pollappen stellt eine Ansammlung von Plasmasubstanz dar, die im Verlaufe der Furchung ausschließlich in die Zellen gelangt, welche die somatische Platte und den Mesodermstreif bilden. Crampton führte Isolierungsversuche verschiedenster Art aus. Hier sollen aber nur diejenigen behandelt werden, bei denen er den Einfluß des Pollappens ausschaltete. Er entfernte diesen Pollappen auf dem sogenannten Kleeblattstadium, das dem Zweizellenstadium vorausgeht. Dieses besteht aus drei lose miteinander verbundenen Kugeln, von denen zwei einen Kern besitzen, die dritte den Pollappen darstellt, der mit einer Zelle, *CD*, verschmilzt. Der weitere Furchungsverlauf der Eier ohne Pollappen ist dann folgender: Es bildet sich ein aus vier gleichgroßen Zellen bestehendes Vierzellenstadium. (Der Grund hierfür wurde schon oben angegeben.) Vier aufeinanderfolgende Quartette von Micromeren werden wie im normalen Ei gebildet, aber die von der Micromere *D* abgeschnürten Micromeren haben dasselbe Aussehen, wie die von *A*, *B* und *C* abstammenden. Embryonen dieser Art leben mehrere Tage, erreichen aber niemals das Velumstadium. Bei solchen Larven konnte Crampton an Schnitten feststellen, daß ihnen die in der Norm in der Posttrochalregion gelegenen Mesodermstreifen fehlen. Es entstand also nur Ectoderm und Entoderm, wobei das Ectoderm aus den drei ersten Micromerenquartetten stammt (das vierte Micromerenquartett ergibt wahrscheinlich Entoderm). Eine somatische Platte, die dem ectodermalen Keimstreif der Hirudineen und Oligochäten entspricht, wird nicht gebildet. Crampton lieferte also damit den Beweis, daß der Pollappen von *Ilyanassa* auf dem Zweizellenstadium einen organbildenden Stoff enthält, ohne den Mesodermstreif und somatische Platte (= Ectoderm aus 2 *d*), aus denen die meisten Organe hervorgehen, nicht gebildet werden.

Cramptons Versuche hat Wilson (1904a) an *Dentalium* und *Patella* nicht nur wiederholt und bestätigt, sondern auch noch erheblich weitergeführt, namentlich hinsichtlich der Frage der Lokalisation der

organbildenden Substanzen. In diesem Zusammenhang sind aber nur die Versuche an *Dentalium* von Bedeutung, wo er den Pollappen, der ähnlich wie bei *Ilyanassa* gebildet wird, entfernte. Dabei tritt ein Pollappen beim zweiten und dritten Furchungsschritt nicht mehr auf. Der übrige Furchungsverlauf ist im wesentlichen derselbe wie bei *Ilyanassa*. Es entstehen Larven ohne Posttrochalregion und ohne Apicalorgan. Das Nichtentstehen des Apicalorgans kann hier außer acht gelassen werden, da vergleichbare Organe bei meinen Versuchstieren nicht vorhanden sind. Ob ein Mesodermstreif entsteht, konnte WILSON nicht entscheiden.

Einen ebenso eindeutigen Beweis, daß die Polplasmen bei Oligochäten (und daher wohl auch bei Hirudineen) organbildende Plasmastoffe sind, lieferte PENNERS (1925) an *Tubifex*. Bei *Tubifex* gelangt die ganze Polplasmensubstanz über *CD* in *D* und von da in die beiden Somatoblasten. Wenn *CD* oder *D* oder ($2\,d^{111} + 4\,d$) (durch die Strahlenstichmethode) aus dem Keim entfernt wurden, furchte sich der zurückbleibende Teil genau so, wie im Verband des ganzen Keimes. Keiner dieser Keime war aber imstande, einen Keimstreif zu bilden. Es entstand schließlich nur ein Komplex von Entodermzellen mit einer aus den Micromeren gebildeten Ectodermhaube. Das wesentliche Ergebnis ist also, daß Keime, denen die Polplasmazellen vollkommen genommen sind, die Fähigkeit zur Bildung eines Keimstreifs und damit eines Embryos verloren haben. Umgekehrt erhielt PENNERS nach Ausschaltung der Zellen ohne Polplasma (*AB* oder *A*, *B*, *C*) ebenfalls wieder die gleiche Zellfolge, wie sie sich im Verband des ganzen Keimes ausbildet, insbesondere auch die beiden Somatoblasten. Es bildet aber weiterhin sich nicht ein Partialembryo, sondern ein (verkleinertes) vollkommenes Würmchen mit ganzem Keimstreif, mit Entoderm und Epidermis. Daraus zieht PENNERS mit Recht den Schluß, daß die Polplasmenzellen die Anlage für den Embryo sind. Er erörtert weiterhin die Frage, ob die Polplasmen ein Organisationscentrum im Sinne SPEMANNS darstellen, ob durch sie also auch Zellen, die kein Polplasma enthalten, determiniert werden. Er sieht dafür keine Grundlage gegeben, da beweisende Experimente noch nicht ausgeführt sind und in einem Keim von *Tubifex* ohne Polplasmazellen die übrigen Zellen alle Differenzierungen ausführen, die auch in Anwesenheit der Polplasmen in ihnen vor sich gehen. Den gleichen Standpunkt nimmt SCHLEIP (1929) ein, jedoch mit der Einschränkung, daß die Polplasmen auf einem frühen Stadium möglicherweise nach Art eines Organisationscentrums wirken. Neuestens greift WILSON (1929) diese Frage wieder auf. Er sieht gewisse

Ähnlichkeiten zwischen den Pollappen bei *Dentalium*, der vegetativen Zone bei Echinodermen (Hörstadius 1928a) und dem Material, das bei Amphibien in der dorsalen Urmundlippe liegt, und ist versucht, auch in den Pollappen von *Dentalium* ein Organisationscentrum im Sinne Spemanns zu erblicken. Experimentelle Beweise dafür sind aber, wie Wilson zugibt, nicht vorhanden. Daher kann man bis jetzt den Polplasmen, wenigstens auf den Stadien, auf welchen die Defektversuche von Crampton, Wilson und Penners vorgenommen wurden, nicht mehr als die Bedeutung organbildender Stoffe beimessen.

Schließlich müssen hier noch einige Beobachtungen angeführt werden, die beim Studium der normalen Entwicklung gemacht wurden und die Naturexperimente in ähnlichem Sinn darstellen, wie sie von den eben angeführten Autoren und von mir künstlich ausgeführt wurden. Vejdovský (1888) beschreibt *Rhynchelmis*-Eier, bei denen die Polplasmen auf beide Pole ungleich verteilt waren oder bei denen das vegetative Polplasma fehlte (die gleiche Beobachtung machte Schleip [1914b] an *Clepsine*-Eiern), oder bei denen sich weder animales noch vegetatives Polplasma ausbildete. In den ersten beiden Fällen furchte sich das Ei, aber Eier ohne animales und vegetatives Polplasma entwickelten sich nach Vejdovský nicht. Penners (1924) fand bei *Tubifex* sechs Eier ohne Polplasmen. Diese Eier teilten sich äqual, bildeten Micromeren aus, aber keine Somatoblasten. Die Keime starben ab. Auch diese Beobachtungen zeigen, daß die Ausbildung der Polplasmen für eine normale Entwicklung notwendig ist.

2. Beweis für die Ungleichwertigkeit der beiden Polplasmen.

Es wurde in der Einleitung zum Allgemeinen Teil schon erwähnt, daß die Vereinigung der beiden Polplasmen während der Furchung ein charakteristischer Vorgang für die Oligochäten und Hirudineen ist. Es ist kaum anzunehmen, daß ein so gesetzmäßiger Vorgang keine wesentliche Bedeutung hätte, da er gerade kurz vor dem Augenblick eintritt, wo die Polplasmensubstanz auf die beiden Somatoblasten verteilt wird. Man darf wohl daraus schließen, daß die beiden Polplasmen vor ihrer Vereinigung qualitativ irgendwie verschieden sind, und daß erst durch die Vereinigung der organbildende Plasmastoff entsteht. Eine qualitative Verschiedenheit der Polplasmen wird wohl auch von allen Autoren angenommen (Schleip 1929). Ein Beweis dafür war bis jetzt nicht vorhanden. Aus einem Vergleich meiner Ergebnisse mit denen von Penners (1922c, 1923b, 1924a) bei Doppelbildungen von *Tubifex* wird ein solcher meines Erachtens einwandfrei geliefert. Penners er-

klärt die Doppelbildungen folgendermaßen: Es kommen — der Grund ist wohl Sauerstoffmangel — bei *Tubifex* Fälle vor, in denen das Ei sich nicht inäqual, sondern äqual in zwei Zellen teilt, die beide als *D*-Zellen anzusprechen sind (*D I* und *D II*), da beide je die Hälfte des animalen und vegetativen Polplasmas enthalten und sich beide weiterhin wie eine *D*-Zelle furchen. Solche Keime bilden je zwei erste und je zwei zweite Somatoblasten aus und damit je zwei Keimstreifen. Die Folge davon ist die Entstehung von Doppelbildungen aus einem Ei. Auch bei *Clepsine* konnte ich solche Doppelbildungen beobachten, doch habe ich ihre Entstehungsweise bisher nicht untersucht. Da ich aber die Beobachtung machte, daß sie einmal, wo sie in größerer Zahl auftauchten, aus einer Schale stammten, deren Wasser nie gewechselt wurde, weil die Eier zu Versuchszwecken nicht herangezogen wurden, so liegt die Annahme nahe, daß sie ähnlich wie bei *Tubifex* entstanden sind. Auch die sonstigen Ähnlichkeiten in der Entwicklung von *Tubifex* und *Clepsine* sprechen dafür. Aus den Versuchen von PENNERS folgt aber, daß aus der Hälfte der Polplasmensubstanz doch eine Ganzbildung hervorgehen kann, nämlich aus *D I* und *D II* je ein ganzer Embryo. *D I* und *D II* haben also die gleiche Entwicklungspotenz wie der *D*-Quadrant in der Normalentwicklung. Die Polplasmen werden dabei ebenfalls, bevor sie in die Somatoblasten kommen, vereinigt. Die Ergebnisse von PENNERS, mit den meinen verglichen, sagen aber nun folgendes: In den gleichwertigen Zellen *D I* und *D II* ist ungefähr je die Hälfte des animalen und des vegetativen Polplasmas vorhanden, zusammen also die Hälfte der gesamten Polplasmasubstanz. Dabei legt auch PENNERS kein Gewicht darauf, ob nun jede Zelle mathematisch genau die Hälfte dieser Substanz enthält, sondern er schließt aus seinen Ergebnissen nur, daß eine hinreichende Menge, also eine Mindestquantität dieser Substanz vorhanden sein muß, um eine Ganzbildung zu verursachen. Dieses Mindestquantum muß nach obigem noch in der Hälfte der Polplasmensubstanz gegeben sein. Bei meinen Versuchen, wo das vegetative Polplasma entfernt wurde, enthält die Eizelle auch nur mehr die Hälfte der Polplasmensubstanz, nämlich das animale Polplasma. Die Menge dieser beiden Polplasmen kann man nämlich auch annähernd gleich setzen. Bei meinen Versuchen entsteht aber keine Ganzbildung. Also müssen die beiden Polplasmasubstanzhälften bei den PENNERSschen und bei meinen Versuchen sich durch irgend etwas unterscheiden, das die eine befähigt, die Bildung eines Ganzembryos zu veranlassen, die andere dagegen nicht. Bei den Versuchen von PENNERS haben die beiden Polplasmahälften Gelegenheit, sich im Laufe der Furchung zu ver-

einigen, bei den meinen besteht sie nur aus animaler Substanz, die sich mit vegetativer Substanz nicht vereinigen kann, da ja diese vorher entfernt wurde. Wenn animales und vegetatives Polplasma aber vollkommen qualitativ gleich wären (chemisch und physikalisch), dann könnte aus ihrer Vereinigung nichts qualitativ Neues entstehen. Es entsteht aber etwas Neues daraus, nämlich eine Substanz, welche die Befähigung hat, einen Ganzembryo zu liefern. Daraus folgt, wie ich glaube, mit Sicherheit, daß die beiden Polplasmen, so lange sie voneinander getrennt sind, durch irgend etwas sich unterscheiden. Worin dieser Unterschied besteht, kann nicht gesagt werden.

3. Das Unterbleiben der Differenzierung des mesodermalen Keimstreifs.

Aus dem experimentellen Teil geht hervor, daß Eier, bei denen das vegetative Polplasma entfernt ist, Zellen des rechten und linken mesodermalen Keimstreifes bilden. Ein Unterschied dieser Zellen gegenüber der Norm besteht nur darin, daß sie einen viel größeren Dottergehalt aufweisen. Solche Embryonen sterben aber regelmäßig ab, ohne daß diese mesodermalen Keimstreifzellen sich weiterdifferenzierten. Die Erklärung für dieses Verhalten kann meines Erachtens nur folgende sein: Es wurde schon besprochen, daß der Eintritt der Furchung und der Furchungsverlauf unabhangig vom vegetativen Polplasma vor sich gehen. Welche Faktoren den Furchungsablauf bestimmen, ist nicht bekannt, aber jedenfalls sind diese in den beiden Urmesodermzellen *Mr* und *Ml* noch vorhanden. Das geht aus der ganz normalen Sprossung von Keimstreifzellen aus *Mr* und *Ml* hervor. Die Urmesodermzellen *enthalten aber nicht die richtig (siehe oben) zusammengesetzte organbildende Substanz, da ja das vegetative Polplasma fehlt, und können sie daher auch den gesproßten Keimstreifzellen nicht mitgeben. Damit sind aber diese zur Differenzierung* der in der Norm aus dem mesodermalen Keimstreif entstehenden Organe unfähig. Man hat es also bei den mesodermalen Keimstreifzellen nur morphologisch mit solchen zu tun, physiologisch aber sind sie keine, weil sie die organbildenden Plasmastoffe nicht in der richtigen Zusammensetzung enthalten und daher differenzierungsunfähig sind.

Im Einklang dazu stehen Ergebnisse von Crampton (1896) und Wilson (1904a). Es wurde schon früher hervorgehoben, daß auch bei *Ilyanassa* und *Dentalium* nach Entfernung des Pollappens (= vegetatives Polplasma) auf dem Zweizellenstadium die Zellen 2 *d* und 4 *d* entstehen. Diese beiden Zellen sind aber physiologisch auch keine Somatoblasten, weil aus ihnen keine somatische Platte und kein Meso-

dermstreif entsteht. Es liegt also für die Zellen 2 *d* und 4 *d* der gleiche Fall vor, wie ich ihn bei meinen Versuchen für die Zellen des mesodermalen Keimstreifs festgestellt habe. Morphologisch sind bei CRAMPTONS und WILSONS Versuchen die Zellen 2 *d* und 4 *d* vorhanden, physiologisch sind sie aber keine Somatoblasten, weil ihnen, hier infolge gänzlichen Fehlens der organbildenden Substanz, die Fähigkeit zur Differenzierung fehlt.

4. Das Ausbleiben der Bildung und Differenzierung eines ectodermalen Keimstreifs.

Bei der experimentellen Untersuchung konnte an Eiern, bei denen das vegetative Polplasma entfernt war, nie ein ectodermaler Keimstreif festgestellt werden. Daraus darf man aber nicht ohne weiteres schließen, daß nach Entfernung des vegetativen Polplasmas ein solcher nicht gebildet werden kann. Wie oben gezeigt wurde, ist der Furchungsverlauf nicht durch das vegetative Polplasma bestimmt. Es ist also denkbar, daß die Furchung an sich auch noch bis zur Ausbildung von ectodermalen Keimstreifzellen geht. Diese Furchungspotenz zeigen ja die Telectoblasten noch dadurch, daß sie sich selbst teilen und vollkommen wie in der Norm zur Micromerenbildung befähigt sind. Der Zeitpunkt der Sprossung von ectodermalen Keimstreifzellen ist für *Clepsine*, wie oben (S. 232) gesagt, noch nicht genau festgelegt. Fest steht nur, daß dieser Zeitpunkt wesentlich später liegt als der der Sprossung von mesodermalen Keimstreifzellen, die sofort beginnt, wenn *Mr* und *Ml* entstanden sind. Ich konnte an meinen Präparaten nie einen ectodermalen Keimstreif entdecken, so daß ich eben annehmen muß, daß alle Keime schon vorher abstarben. Dieses vorzeitige Absterben muß wohl damit begründet werden, daß die Somatoblasten die organbildende Substanz nicht in der richtigen Zusammensetzung erhalten: Die von *Mr* und *Ml* gesproßten mesodermalen Keimstreifzellen können sich nicht wie in der Norm differenzieren. Der Keimstreif besitzt also einen physiologischen Defekt, der die Entwicklung immer mehr stört und schließlich ganz zum Stillstand bringt, und zwar schon zu einem Zeitpunkt, wo die Sprossung des ectodermalen Keimstreifs einsetzt, obwohl diese an und für sich nach obigem nicht unmittelbar von dem vegetativen Polplasma abhängig zu sein braucht. Ähnliche Erscheinungen traten auch bei den Versuchen von CRAMPTON (1896) und WILSON (1904a) auf. Auch hier entwickelten sich die Keime ohne vegetativen Pollappen nur bis zu einem bestimmten Larvenstadium. Von da ab trat dann ein Entwicklungsstillstand ein, eine Weiterdifferenzierung unterblieb, und die Larven starben ab.

5. Bedeutung des animalen Polplasmas.

Alle Versuche, bei denen das animale Polplasma entfernt oder auch nur verletzt wurde, verliefen negativ, d. h. solche Eier furchten sich nicht. Daraus ist, vorläufig wenigstens, zu schließen, daß das animale Polplasma für den Eintritt der Furchung notwendig ist. Es ist allerdings möglich, daß die Entfernung des animalen Polplasmas mittelbar einen andern, für den Eintritt der Furchung notwendigen Eibestandteil schädigt. Diese Frage bedarf also noch der Klärung. Experimente, die hierüber genau Aufschluß geben können, hoffe ich in der kommenden Laichperiode durchführen zu können. Bis jetzt steht für das animale Polplasma nur folgendes fest: Auch nach Entfernung des vegetativen Polplasmas gelangt es in die gleichen Zellen wie in der Normalentwicklung, nämlich in die Abkömmlinge der beiden Somatoblasten. Es sind das die Zellen, aus denen in der Norm die meisten Organe des Embryos hervorgehen. Man muß also annehmen, daß es zum Aufbau dieser Organe notwendig ist. Allein für sich kann es die Bildung dieser Organe nicht hervorrufen, wie aus meinen Versuchen hervorgeht. Es kann also das vegetative Polplasma nicht ersetzen. So bleibt bis jetzt nur die Möglichkeit offen, daß animales und vegetatives Polplasma die Baustoffe sind, aus denen durch ihre Vereinigung im *D*-Quadranten der endgültige, organbildende Plasmastoff gebildet wird.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Durch die Anstichmethode ist es möglich, das animale oder vegetative Polplasma aus dem Ei von *Clepsine sexoculata* zu entfernen.

2. Eier ohne animales Polplasma scheinen sich nicht zu furchen.

3. Eier ohne vegetatives Polplasma können sich erstens furchen, zweitens weitestgehend normal furchen.

4. Bei Eiern ohne vegetatives Polplasma tritt eine Furchungsverzögerung im *D*-Quadranten ein.

5. Ein mesodermaler Keimstreif wird ohne vegetatives Polplasma gebildet. Dieser Keimstreif hat nicht die Fähigkeit, sich zu differenzieren. Die Vereinigung der beiden qualitativ verschiedenen Polplasmen ist eine unerläßliche Vorbedingung für die endgültige Bildung des organbildenden Plasmastoffes. Das animale Polplasma kann das vegetative nicht ersetzen. Der gebildete mesodermale Keimstreif ist also nur morphologisch ein solcher, physiologisch aber nicht.

6. Ein ectodermaler Keimstreif war bei meinen Versuchen nicht zu beobachten, da alle Keime auf dem Stadium von etwa sechs Telecto-

blasten abstarben. Ob er überhaupt gebildet werden kann, konnte nicht entschieden werden. Die Möglichkeit, daß er morphologisch gebildet wird, scheint gegeben.

Literaturverzeichnis.

CHILD, C. M., 1928: The physiological gradients. Sammelreferat. Protoplasma 5.

CRAMPTON, H. E., 1896: Experimental studies on gastropod development. Arch. Entw.-Mech. Bd. 3.

HÖRSTADIUS, S., 1928a: Transplantationsversuche am Keim von Paracentrotus lividus. Arch. Entw.-Mech. Bd. 113.

v. PARSEVAL, M., 1922: Die Entwicklung centrifugierter Eier von Tubifex rivulorum. Arch. Entw.-Mech. Bd. 50.

PENNERS, A., 1922a: Die Furchung von Tubifex rivulorum LAM. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. 43.

— 1922c: Über Doppelbildungen bei Tubifex rivulorum LAM. Verh. D. Zool. Ges. Bd. 27.

— 1923a: Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei Tubifex rivulorum LAM. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. 45.

— 1923b: Experimentelle Erzeugung der Duplicitas cruciata am Keim von Tubifex als Mittel zur Bestimmung organbildender Substanzen. Verh. D. Zool. Ges. Bd. 28.

— 1924a: Doppelbildungen bei Tubifex rivulorum LAM. Zool. Jahrb. Phys. Bd. 41.

— 1924b: Experimentelle Untersuchungen zum Determinationsproblem am Keim von Tubifex rivulorum LAM. I. Die Duplicitas cruciata und organbildende Substanzen. Arch. f. Mikr. Anat. u. Entw.-Mech. Bd. 102.

— 1924c: Über die Entwicklung teilweise abgetöteter Eier von Tubifex rivulorum. Verh. D. Zool. Ges. Bd. 29.

— 1925: Experimentelle Untersuchungen usw. II. Die Entwicklung teilweise abgetöteter Keime. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 127.

SCHLEIP, W., 1914a: Die Furchung des Eies der Russelegel. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. 37.

— 1914b: Die Entwicklung centrifugierter Eier von Clepsine sexoculata. Verh. D. Zool. Ges. Bd. 24.

— 1929: Die Determination der Primitiventwicklung. Leipzig.

SPEMANN, H., 1928: Die Entwicklung seitlicher und dorsoventraler Keimhälften bei verzögerter Kernversorgung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 132.

VEJDOVSKÝ, FR., 1888—1892: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft 1—4. Prag.

Whitaker, D. and Morgan, T. H., 1930: The cleavage of polar and antipolar halves of the egg of Chaetopterus. Biol. Bull. Vol. 58, No. 2.

Whitman, C. O., 1878: Embryology of Clepsine. Quart. J. micr. sci. Vol. 3.

— 1887: Germs layers in Clepsine. J. morph. Vol. 1.

Wilson, E. B., 1896: Apendix to Crampton 1896. Arch. Entw.-Mech. Bd. 3.

— 1904a: Experimental studies on germinal localisazion. I. The germ regions in the egg of Dentalium. II. Experiments on the cleavage mosaic in Patella and Dentalium. Journ. Exper. Zool. Bd. 1.

— 1929: The development of egg-fragments in annelids. Arch. Entw.-Mech. Bd. 117.

— 1930: Notes on the development of fragments of the fertilized Chaetopterus-egg. Biol. Bull. Vol. 59, No. 1.

Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes und Blenniiformes.

Von

Bruno Eggert[1].

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

(Ergebnisse einer durch die Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft ermöglichten Reise nach Niederländisch-Indien 1926/1927 und der Sundaexpedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft 1929/1930.)

Mit 89 Abbildungen im Text und Tafel 1—3.

Inhaltsverzeichnis.

---

[1] Vorliegende Arbeit wurde durch ein Forschungsstipendium der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft ermöglicht, wofür ich auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank sage.

A. Einleitung.

Obwohl die Geschlechtsorgane der Teleosteer in anatomischer, histologischer und auch physiologischer (jahreszyklischer) Hinsicht Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen sind, so ist auch noch heute den Worten Brocks (1878) nicht zuzustimmen, »daß neue Untersuchungen nicht notwendig, doch jedenfalls nicht überflüssig genannt werden dürfen«. Denn viele Fragen, sowohl entwicklungsgeschichtliche, besonders aber ökologische und physiologische, harren noch der Lösung,

oder, wenn eine solche zur Zeit nicht möglich ist, einer eingehenden Untersuchung zwecks Analyse des Bauplanes, besonders in bezug auf die Umwelt, also auf die Summe derjenigen äußeren Faktoren, die für den normalen Lebensablauf des Individuums irgendeine Bedeutung besitzen. So sind also Untersuchungen in dieser Hinsicht, besonders wenn sie sich im Rahmen allgemein biologischer Probleme bewegen — in diesem speziellen Falle das Problem der Landtierwerdung —, wohl immer noch als notwendig anzusehen.

Diese Untersuchung soll sich mit den Geschlechtsorganen der *Gobiiformes* und *Blenniiformes* beschäftigen, zweier nicht eng verwandter Teleosteerfamilien, bei welchen in konvergenter Weise infolge des Überganges vom Wasser- zum Landleben im Vergleich zu den anderen Teleosteern wichtige Änderungen im Bauplan eingetreten sind und noch weiter vor sich gehen können, worauf besonders von Harms (1929 und 1930) hingewiesen wird. Doch sind diese Veränderungen nicht so aufzufassen, daß bei der Weiterentwicklung der betreffenden Familien rein landlebende, tetrapodenähnliche Formen entstehen. Vielmehr können sie uns nur vor Augen führen, welche Veränderungen beim Übergang vom Wasser- zum Landtier im Bauplan der Wirbeltiere während der phylogenetischen Entwicklung vor sich gegangen sein könnten. Ferner ist es wohl nicht möglich, von diesen Tieren irgendwelche Rückschlüsse auf die Phylogenie der Tetrapoden zu ziehen, da nach dem heutigen Stande der Forschung eine Ableitung derselben wohl an eine Urform knüpfen müßte, »welche in der Ausbildung der Flossen zwischen denjenigen der Chondropterygier, Crossopterygier und Dipnoer vermittelt« (Bütschli 1910).

Aus dieser allgemeinen Problemstellung, der Analyse des Bauplanes in bezug auf die Umwelt, ergibt sich nun die Frage nach der morphologischen und physiologischen Eignung der Geschlechtsorgane der Unterfamilien *Gobius* und *Blennius*, die noch ganz im Wasser leben oder, wie z. B. *Blennius pholis*, *Bl. pavo* u. a., nur gelegentlich freiwillig oder durch die Ebbe gezwungen das Wasser verlassen, zu einer amphibiotischen Lebensweise. Es wäre also der Frage nachzugehen, ob auch bezüglich der Geschlechtsorgane und der Fortpflanzung die Arten der oben erwähnten Unterfamilien in Epharmonie (Hesse 1927) mit der Umwelt, in diesem speziellen Falle mit der unbelebten (abiotischen) Umwelt stehen. Die Reaktion auf die neuen Umweltsbedingungen, soweit eine solche überhaupt vor sich geht, soll dann einerseits an den Unterfamilien *Boleophthalmus* und *Periophthalmus*, die bereits auf dem feuchten Mangroveschlamm, sogar auf dem Sand der Küste oder auf

Grasboden leben, und andererseits an einigen *Salarias*-Arten, welche sich auf den von der Brandung bespülten Klippen oder auf Korallenriffen aufhalten, untersucht werden.

Weiterhin müssen noch die Entwicklung und die Differenzierung der Keimdrüsen, ihrer ausführenden Gänge und des Corpus cavernosum untersucht werden, was für den Versuch einer Homologisierung der Geschlechtsorgane der *Gobii*- und *Blenniiformes* mit denjenigen der Tetrapoden sich als unbedingt notwendig herausgestellt hat. Denn wegen der Schwierigkeit der Materialbeschaffung — die Larven der Gobiiden und Blenniiden leben meistens planktonisch — konnten derartige Untersuchungen noch nicht ausgeführt werden, wenn man von den Angaben Champys und Gleys (1922) absieht, in welchen nur ein Stadium der Hoden- bzw. Nebenhodenentwicklung bei *Blennius* besprochen wird. Durch Vergleich mit dem normalen Entwicklungsvorgang in den Keimdrüsen bei *Periophthalmus vulgaris* wird es ferner möglich sein, die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge der transitorischen Intersexualität, die bis jetzt nur bei einer Rasse dieser Art beobachtet werden konnte, zu klären.

Ferner soll das jahreszyklische Verhalten der Geschlechtsorgane, besonders der Keimdrüsen, verfolgt werden, und zwar unter Vergleich der Gobiiden, welche die Gewässer der Tropen bewohnen, mit den Gobiiden und anderen Teleosteern der paläarktischen und nearktischen Gewässer. Wenn mir auch für die Untersuchung der jahreszyklischen Vorgänge in den Keimdrüsen der paläarktischen Gobiiden nur einzelne Tiere zur Verfügung stehen, so liegen doch gerade über die Süßwasserfische dieser Zone mehrere neuere Arbeiten vor, so daß ein Vergleich zum Versuch einer Analyse einzelner Umwelt- und Innenweltfaktoren wohl möglich ist. Doch darf dabei nicht außer acht gelassen werden, daß eine endgültige Klärung erst durch das Experiment möglich ist, welchem natürlich das normale Geschehen zugrunde gelegt werden müßte. Bei Ausführung dieser Vergleiche soll jedoch, abweichend von von Uexküll (1921), als die Innenwelt nicht die von den Faktoren der Umwelt hervorgerufenen Wirkungen im Nervensystem aufgefaßt werden, sondern die Summe derjenigen Faktoren, die unabhängig von der Umwelt bestimmend auf den Lebensablauf des Individuums sind, also die »inneren Ursachen« im Sinne Schimpers (1898).

Auch auf die sekundären Geschlechtsmerkmale, besonders auf diejenigen einiger *Blennius*-Arten, soll, soweit mir Beobachtungen an lebenden Tieren zur Verfügung stehen, näher eingegangen werden. Doch sind diese Darlegungen noch sehr lückenhaft, so daß sie nur als Hinweis

auf noch weiter auszuführende Untersuchungen angesehen werden können.

Da sich nun infolge der zahlreichen untersuchten Arten bei der Darstellung histologischer Einzelheiten bei den *Blenniiformes* stets Wiederholungen ergeben würden, so ist die Arbeit derart angelegt, daß die ausführliche Darstellung eines Organes nur bei einer Art gebracht werden soll, was aus dem Inhaltsverzeichnis aus den in Klammern beigefügten Bemerkungen zu ersehen ist. Bei den anderen Arten wird dann das betreffende Organ nur für den Fall näher besprochen werden, als es Abweichungen von der als Norm gesetzten Art oder wesentliche Veränderungen in seinem Bau aufweist, die für die eingangs angeführte Problemstellung von Bedeutung sind.

B. Material und Technik.

Zur Untersuchung wurden sämtliche *Gobiiformes* und *Blenniiformes* herangezogen, welche ich mir an der Adria (Krk) beschaffen konnte, und auch diejenigen, welche von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor HARMS, aus dem Material der Java- und Sundaexpedition (1926/1927 und 1929/1930) mir zur Verfügung gestellt wurden. Hierfür möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen. Neben zahlreichen erwachsenen Tieren konnte so die Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Periophthalmus vulgaris* untersucht werden, welche Art mir von dem soeben metamorphosierten Jungfisch bis zum geschlechtsreifen Tier in einer lückenlosen und sehr reichhaltigen Serie vorlag. Von den anderen *Gobiiformes*, besonders aber von den *Blenniiformes*, konnten nur vereinzelte Stadien der Entwicklung bearbeitet werden. Denn die Beschaffung der Larven, die bei den Gobiiden und Blenniiden zum größten Teil planktonisch leben und die noch teilweise unbekannt sind, ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft. Zuchtversuche mit *Gobius pictus* und mit *Blennius pavo* in Aquarien des hiesigen Institutes führten zu keinem Erfolge. *Gobius fluviatilis* und *Blennius vulgaris* konnten leider für diese Untersuchung nicht herangezogen werden.

Die Tiere wurden nach Betäubung mit Äther oder Chloroform und nach Öffnen der Leibeshöhle mit SUSA nach HEIDENHAIN und zum Teil mit Formol (1 : 10) konserviert. Letzteres Material erwies sich, trotzdem es längere Zeit in 70%igem Alkohol aufbewahrt worden war, teilweise für Untersuchungen auf Fett durch Behandlung mit 1%iger Osmiumsäure als geeignet. Ebenso leistete es für die jahreszyklische Untersuchung der Ovarien gute Dienste. Für cytologische Untersuchungen wurden ferner die ZENKERsche Flüssigkeit und nach Möglichkeit das starke FLEMMINGsche Gemisch angewandt. Die jüngeren Tiere

wurden total, die Geschlechtsorgane der größeren und erwachsenen Tiere jedoch erst nach Herauspräparieren über Chloroform und Paraffin vom Schmelzpunkt 56—58° eingebettet. Die Objekte wurden in 5—7 μ dicke Schnittserien zerlegt, die mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN und Säurefuchsin oder mit Hämatoxylin nach DELAFIELD bzw. Hämalaun und Eosin gefärbt wurden. Die mit dem FLEMMINGschen Gemisch konservierten Objekte wurden mit Anilin-Safranin und Lichtgrün gefärbt oder zur besseren Erhaltung der lipoidartigen Bestandteile ungefärbt in alkoholischem Damarharz bzw. in Cedernholzöl eingeschlossen. Auch die Azanfärbung nach HEIDENHAIN leistete besonders für die Darstellung des Bindegewebes und der glatten Muskelfasern vorzügliche Dienste. Doch ergab diese Methode beim Nachweis von Schleim keine einwandfreien Resultate, so daß hierfür nur Mucikarmin und eine verdünnte Lösung von Hämatoxylin nach DELAFIELD angewandt wurden. Zur Darstellung der elastischen Fasern wurde sowohl mit Resorcin-Fuchsin nach WEIGERT als auch mit der Orceinmethode nach TAENZER-UNNA gefärbt. Dabei zeigte sich, daß bei der Orceinfärbung die von ROMEIS im »Taschenbuch der mikroskopischen Technik«, 11. Auflage 1924, angegebene Lösung sich besser bewahrte als die in der 12. Auflage vom Jahre 1928, da erstere Losung ein viel klareres Bild lieferte.

Da nun für die eingangs gegebene Problemstellung die Biologie der bearbeiteten Tiere von großer Wichtigkeit ist, so soll zunächst eine eingehende Darstellung des Materials unter besonderer Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse und unter Hinweis auf die betreffende Literatur gegeben werden. Natürlich ist dieses ein Versuch, der viele Lücken aufweist und der noch weiterer umfangreicher Bearbeitungen bedarf. Die Darstellung ist so gedacht, daß zuerst die *Gobiiformes* und dann die *Blenniiformes* besprochen werden. Der Reihenfolge der behandelten Arten, die unter dem Gesichtspunkte der Landanpassung aufgestellt ist, darf jedoch ohne weitere morphologische Untersuchungen keine phylogenetische Bedeutung zugemessen werden.

Gobiiformes[1].

Gobius pictus MALM.

Die Tiere wurden von der biologischen Station auf Helgoland lebend bezogen und im hiesigen Institut ungefähr 5 Monate im Meerwasseraquarium gehalten. Nach DUNCKER und MOHR (1928) lebt diese Art auf grobsandigem und steinigem Grunde von der Niedrigwassergrenze an bis zu 27 m Tiefe. Sie vermeidet Brack- und Süßwasser. Die Laichzeit ist im Sommer. Im Aquarium saßen die Männchen einzeln unter Steinen, unter welchen sie sich durch Fortwirbeln des Sandes einen höhlenartigen Aufenthaltsort geschaffen hatten. Die weiblichen Tiere

[1] Die Tiere wurden, mit Ausnahme von *Gobius pictus*, *Petroscirtes elegans*, *P. japonicus*, den *Bole*- und *Periophthalmus*-Arten, von Herrn Dr. M. HOLLY, Wien, bestimmt, wofür ich auch an dieser Stelle ergebenst danken möchte.

hielten sich meistens frei auf dem Sande zwischen den Steinen auf oder saßen auf den Steinen und an den Wänden des Aquariums, an welchen sie sich mit der verwachsenen Bauchflosse festgesaugt hatten. Über Fütterung im Aquarium siehe auch KÜNNE (1928). Die Eier werden nach LEBOUR (1919) in Muschelschalen abgelegt. Sie sind 0,72—0,8 mm hoch, von gedrungener birnförmiger Gestalt und mit breiter Basis der Unterlage angeheftet. Über die ersten Jugendstadien bringt ebenfalls LEBOUR eine ausführliche Darstellung.

G. panizzae VERGA

ist die häufigste *Gobius*-Art, welche in Křk auf der Insel Křk (Adria) zu beobachten ist. Sie hält sich während der Fortpflanzungszeit — nur zu dieser Zeit konnte ich die Tiere beobachten — hauptsächlich im flachen Wasser windgeschützter Buchten auf, die einen sandigen Untergrund aufweisen, auf welchem zahlreiche Steine und Muschelschalen herumliegen. Algenbestände sind in dieser Zone, welche während der Ebbe teilweise trockengelegt wird, nicht vorhanden. Die eigentliche Algenzone, die sich dieser Sandzone anschließt und ins tiefere Wasser sich erstreckt, wird von *G. panizzae* gemieden. In der Sandzone sind neben zahlreichen kleineren Knochenfischen Scharen von *Crangon* und *Mysis* vorhanden, welche besonders dieser *Gobius*-Art als Nahrung dienen.

Was die Lebensweise von *G. panizzae* anbetrifft, so halten sich die Weibchen hauptsächlich auf dem Sande oder zwischen den Steinen auf, auf welchen sie infolge der großen Anpassungsfähigkeit der Färbung mitunter kaum zu erkennen sind. Nur auf der Flucht verbergen sie sich meistens für kürzere Zeit unter Steinen. Die von den Männchen hergestellten Nester suchen sie nur zur Eiablage auf. Die Männchen bauen unter Steinen oder größeren Muschelschalen die Höhlen, an deren Decke die weiblichen Tiere die Eier anheften. Diese werden sorgsam von den Männchen bewacht, welche meistens den Kopf herausstreckend im Nesteingang sitzen und lebhaft die Bewegung der vorbeischwimmenden Fische und vorbeikriechenden Krebse beobachten. Nähern sich letztere dem Nest, um es auszuplündern, so stürzt sich das *Gobius*-Männchen auf sie und sucht sie durch Bisse zu vertreiben. Da hauptsächlich die obenerwähnten Krebsformen in dieser Zone leben, so sind seine Bemühungen immer von Erfolg begleitet. Nur zur Nahrungssuche verläßt das Männchen für kürzere Zeit das Nest. Bei Fangversuchen, bei welchen man zwecks Feststellung des Nestes die Steine umdrehen muß, flüchtet sich das Männchen unter benachbarte Steine. Es kehrt

jedoch wieder zurück, sobald es die Gefahr für beseitigt ansieht. Legt man nun den Stein mit der Brut in ein größeres mit Sand bedecktes Netz, so kehrt das Männchen wieder unter den Stein mit den Eiern zurück. Bei vorsichtiger Handhabung ist es so ohne weiteres möglich, sich die während der Fortpflanzungszeit sehr scheuen Männchen samt dem dazugehörigen Gelege zu verschaffen.

In der Brutpflege, dem Nestbau und der Nestverteidigung ähnelt also *G. panizzae* dem *G. minutus*, wie es eingehend von GUITEL (1892) beschrieben worden ist.

G. quagga HECK

hält sich zur Laichzeit (Kŕk, Ende Mai bis Anfang Juni) zusammen mit *G. panizzae* in dem äußeren Teil der Sandzone auf, meistens aber bereits an der Grenze der Algenzone. Da diese Tiere die dichter zugewachsenen Algengebiete meiden, so sind sie als eine *Gobius*-Art der Übergangszone dieser beiden Gebiete anzusehen. Gewohnheiten, Nestbau und Brutpflege sind dieselben wie bei *G. panizzae*.

G. buchichi STDR.

ist ein Bewohner des Übergangsgebietes der Sand- und Algenzone, in welcher er zusammen mit *G. quagga* anzutreffen ist. Wie diese Art, bevorzugt er immer noch den sandig-steinigen Grund. Nestbau und Brutpflege konnten nicht beobachtet werden. Nach KOLOMBATOVIČ (1882) ist diese Art im Sommer gemein auf schlammigem, mit Steinen besätem Grunde.

G. auratus RISSO

ist während der Brunstzeit der eigentliche Bewohner der teilweise schlammigen Grund aufweisenden Algenzone. Er ist meistens auf Steinen oder auf der Erde sitzend anzutreffen. Männchen konnten auch unter Steinen beobachtet werden, an welchen jedoch keine Brut zu finden war. Häufig sieht man diese Tiere, wohl auf Nahrungssuche, zwischen den Algen herumschwimmen. Nach KOLOMBATOVIČ (1882) findet sich diese Art im Winter nicht selten auf mit *Zostera* bewachsenem Grunde, jedoch stets in ziemlicher Tiefe.

G. jozo L.

ist ein Bewohner der tieferen Küstengewässer; Tiere dieser Art konnten nur gefangen werden, wenn sie an der Dampfermole auf Nahrungssuche umherschwammen. Ihr eigentliches Aufenthaltsgebiet, ferner Brutpflege usw. konnten nicht ermittelt werden. Nach RAFFAËLE (1893) laichen die Tiere im Golf von Neapel im März bis Juni, sehr selten im Juni und Juli. Die länglich-elliptischen, am Scheitel abge-

rundeten Eier sind 2,1 mm lang und 0,51 mm breit. Sie werden an Annelidenröhren, Steinen, Muschelschalen, Eiern von *Scyllium* und dergleichen befestigt und von den Männchen bewacht (siehe auch Lo Bianco 1909). Nach Kolombatovič (1882) ist diese Art sehr gemein auf schlammigem Grunde.

G. ornatus Rüpp.

aus flachen, Seewasser führenden Tümpeln bei Ternate (Molukken), aus einer flachen, sandigen Meeresbucht auf der Insel Barhala (Malakkastraße) und zwischen den auf sandigem Grunde liegenden Korallenblöcken bei Ambon.

G. giurus Ham. Buch.

findet sich an den flachen Küsten des malaiischen Archipels und dringt auch in die Mündung der Flüsse bis zur Süßwassergrenze ein. Er wurde bei Batavia, im Hafen von Tjilatjap (Südküste von Java), im südlichen Teil der Kindersee (Südküste Javas) und in einem leicht brackigen Fluß bei Poeloe Doerian (nordwestlich von Medan, Sumatra) gefangen.

G. sadanundio Ham. Buch.

aus brackigen Tümpeln bei Perbaoengan (östlich Medan), deren Boden von feinem Schlamm gebildet wird, und welche mit der Brackwasserzone des benachbarten Flußsystems in Verbindung stehen.

G. brevifilis Day

wurde bei Toehaha (Aroeinseln) und auf Dobo in Salzwasser führenden Resttümpeln der Ebbeplatte gefangen.

G. tentacularis C. V.

aus dem Seewasser führenden Kanal und von der Küste vor Batavia.

G. melanosoma Blkr.

von der Insel Hoorn (nördlich von Batavia). Hält sich hauptsächlich zwischen den Korallenbänken auf, in deren Höhlungen sich die Tiere bei Gefahr verstecken.

G. caninus C. V.

findet sich häufig an der Küste bei Batavia und dringt auch in die brackige Mündung der Kanäle und Flüsse ein.

G. xanthozona Blkr.

ist ein Bewohner des Süßwassers. Wurde in Batavia in den Rawahs (d. h. Morast), welche Süßwasser führen und zum Teil mit den Flüssen in Verbindung stehen, erbeutet. Ferner in einem Bach bei Poeloe Doerian, welcher bei Flut leicht salzig ist, bei Ebbe jedoch reines Süßwasser führt.

Eviotea distigma JORDAN und SEALE
von der Insel Hoorn. Lebt wie *G. melanosoma* zwischen den Korallen.

Eleotris butris HAM. BUCH.
aus dem Seewasser führenden Kanal von Batavia.

E. littoralis DAY, von der Küste von Siberoet.

E. fusca BL. SCHN.
von der Küste bei Tjilatjap und Ambon.

Apocryptes lanceolatus BL. SCHN.
wurde zusammen mit *A. Bleekeri* DAY mit dem Wurfnetz in der Schlammzone IV (siehe HARMS 1929) an der Küste von Batavia erbeutet.

A. serperaster RICHDS.
von der stark verschlammten Küstenzone von Siberoet.

Amblyopus brachygaster GTHR. und *Trypauchen vagina* BL. SCHN.
wurden in dem etwa $^1/_2$ m tiefen lockeren Schlamm der Ebbeplatte bei Belawan gefangen. Im Gegensatz zu einer, in derselben Zone erbeuteten Muräne, halten sich diese Tiere nicht in festen Röhren auf, sondern wühlen sich auf der Futtersuche oder auf der Flucht in willkürlicher Richtung durch den Schlamm.

Boleophthalmus viridis HAM. BUCH.
lebt bei Batavia hauptsächlich in der Zone III, die nach Zurückgehen der Flut ein eigenartiges Schlammeer bildet, in welchem die fein aufgeschwemmten Schlammteilchen das Wasser festhalten und einen dicken Brei bilden. Nur gegen Ende der Ebbe sackt in dieser Zone der Schlamm stärker zusammen, ohne daß er so trocken wie in der ihr anliegenden Zone II wird. Auf diesem Schlamm hält sich *B. viridis* auf, indem er sich hüpfend oder schlängelnd fortbewegt. Bei Gefahr wühlt er sich schnell in den Schlamm ein, in welchem er sich infolge der lockeren Beschaffenheit desselben ohne Schwierigkeiten fortbewegt, um jedoch nach kürzerer Zeit wieder an die Oberfläche zu kommen.

B. boddaerti PALL.
wurde bei Batavia auf dem Schlamm an den Süßwasser führenden Rawahs, hauptsächlich aber am Meer auf der Zone II angetroffen, welche wie Zone III noch dem Gezeitenwechsel unterworfen ist. Da die nur stellenweise wachsende junge Buschmangrove kaum Schatten spendet, so ist diese Zone fast ganz der Sonne ausgesetzt, so daß vor dem Einsetzen der Flut der braungelbliche Boden bis auf kleinere Rest-

tümpel größtenteils trocken ist. Nach dem Einsetzen der Flut ist diese Zone aber vollständig aufgeweicht, so daß sie nur schwer begangen werden kann. Auf diesem Schlamm findet sich nun, so lange er feucht ist, in großen Scharen *B. boddaerti*, welche sich beim Eintrocknen des Schlammes wahrscheinlich in ihre Löcher zurückziehen. Springend und kriechend bewegen sie sich auf dem Schlamme vorwärts, wobei sie entweder nach Nahrung suchen oder Liebesspiele ausführen, bei welchen es zwischen den bissigen Tieren zu regelrechten Kämpfen kommt. Werden sie beunruhigt, so bohren sie sich, ähnlich wie *B. viridis*, schnell in den Schlamm ein, aus welchem sie jedoch, sobald es für kürzere Zeit ruhig gewesen ist, wieder hervorkommen, um ihre Spiele fortzusetzen.

Von den Angehörigen der Familie *Periophthalminae* wurden hauptsächlich *P. schlosseri* PALL., *P. chrysospilos* BLKR., mehrere Rassen von *P. koelreuteri* PALL. und *P. vulgaris* nov. spec.[1] untersucht. Diese Familie weist, wie es bereits HARMS (1929) eingehend dargelegt hat, die am meisten dem Landleben angepaßten Arten auf. Da eine systematische Untersuchung der einzelnen Arten, welche auch eine ausführliche Darstellung ihrer Lebensverhältnisse bringt, abgeschlossen ist, so soll bezüglich der Biologie auf sie verwiesen werden. Auch die Arbeiten von HARMS (1929) und EGGERT (1929) bringen bereits eine kurze Übersicht über die Lebensweise einzelner Arten.

Blenniiformes.

Tripterygium nasus RISSO.

Die Tiere leben, wie es auch CANESTRINI (1862) und LO BIANCO (1909) angeben, an Felsen und zwischen dem Algenbewuchs von Steinen in der Nähe der Küste. In Kr̊k sind sie besonders häufig zwischen dem Algenbewuchs der Mole anzutreffen (Ende Mai 1929). Auch in geschützten Buchten kann man sie auf bewachsenen Steinen sitzend oder zwischen den Algen umherschwimmend beobachten. Ihre Lebensweise scheint also dieselbe zu sein wie diejenige von *Clinus argentatus* (GUITEL 1893), welche Art ich in Kr̊k nicht beobachtet habe. Eiablage und Brutpflege konnten nicht untersucht werden. Nach RISSO (1826) laichen die Tiere im April zwischen *Zostera*. Diese Zeit trifft jedoch für die Tiere aus Kr̊k nicht zu. Denn Ende Mai 1929 wurden nur Männchen, die ein Hochzeitskleid besaßen und deren Hoden prall mit Spermatozoen gefüllt waren, und Weibchen mit laichreifen Ovarien gefangen.

[1] So soll diejenige *Periophthalmus*-Art benannt werden, welche ich 1929 als Gruppe A zu *P. argentilineatus* gestellt hatte und welche sich als neue Art erwiesen hat.

Lo Bianco (1909) gibt für Neapel die Laichzeit Mai bis Juni an. Er beschreibt näher den Bau des abgelaichten Eies und einige postlarvale Stadien.

Wie alle Blenniiden sind auch diese Tiere äußerst flink und verbergen sich auf der Flucht zwischen Steinen und Algen. Ihre Nahrung besteht, wie es eine Untersuchung des Darmtractus zeigt, aus kleinen Crustaceen, Polychäten, Insektenlarven und dergleichen.

Cristiceps argentatus Risso

hat mir Herr Professor Stolte im Mai in liebenswürdiger Weise in Neapel konserviert, wofür ich auch an dieser Stelle herzlich danken möchte. Nach Guitel (1893) hält dieser Fisch sich zwischen dem Algenbewuchs der an der Küste liegenden Steine auf, an welchen die Weibchen ihre Eier befestigen, die vom Männchen bewacht werden. Eine ausführliche Darstellung über Brutpflege, Nahrungsaufnahme und Verhalten im Aquarium gibt Guitel. Lo Bianco (1909) beschreibt kurz die Eier und die planktonischen Larven dieser Art.

Blennius dalmatinus Stdr. und Kolomb.

wurde entweder auf Steinen, die fast kahl oder mit einem niedrigen Algenbewuchs versehen waren, oder zwischen denselben umherschwimmend beobachtet. Bei Fangversuchen ziehen sie sich in kleinere Höhlen zurück oder verbergen sich zwischen Steinen. Doch konnte nicht beobachtet werden, daß die Männchen Bohrmuschellöcher oder Steinspalten zum dauernden Aufenthalt aufsuchen. Brutpflege und Eiablage blieben unbekannt. Die Nahrung der Tiere besteht, wie bei allen von mir untersuchten *Blennius*-Arten der Adria, aus kleinen Crustaceen, Polychäten und dergleichen.

Bl. gattorugine Bloch

erhielt ich durch Herrn Professor Stolte aus Neapel. Nach Lebour (1926/1927) findet sich diese Art innerhalb der Gezeitenzone vor. Doch geht sie niemals so hoch hinauf wie *Bl. pholis*, sondern hält sich meistens in der von den Gezeiten nicht berührten Zone auf. Ihre Nahrung besteht aus kleinen Crustaceen und Mollusken. Auch kleine Seeigel verschonen diese gefräßigen Tiere nicht, da der Darminhalt eines erwachsenen Männchens zahlreiche unverletzte, bis 1 cm lange Seeigelstacheln enthält. Nach Duncker und Mohr (1928) ist diese Art in der Nordsee ein Bewohner des tieferen Wassers, unterhalb der Gezeitenzone, auf felsigem Grunde. Über die Brutpflege dieser Art und über ihre ersten Larvenstadien macht Brown (1929) nähere Angaben.

Bl. adriaticus Stdr. und Kolomb.

Die Männchen leben in Bohrmuschellöchern und schmalen Steinspalten, die bereits in der Ebbezone liegen. Die Weibchen wurden dort zwischen den Steinen und dem Algenbewuchs gefangen und scheinen die Wohnhöhlen der Männchen nur zur Eiablage aufzusuchen. Meistens kann man die männlichen Tiere in der Stellung beobachten, daß sie im Eingang ihrer Wohnhöhle sitzen und den Kopf bis zum Rande des Kiemendeckels herausgestreckt haben. Sie spähen aufmerksam nach Beute bzw. nach ihren Feinden (größere Fische, Krabben und dergleichen) aus und stürzen sich auf sie, sobald sie in ihrer Nähe sind. Durch Bisse und wiederholte Angriffe suchen sie dieselben zu vertreiben, was ihnen infolge des überraschenden Angriffes auch meistens gelingt. Werden sie durch Fangversuche gestört — beim Herannahen größerer Krabben ist dasselbe zu beobachten —, so ziehen sie sich ins hinterste Ende ihrer Höhle zurück, aus der sie jedoch nach kurzer Zeit in den Eingang zurückkehren und wieder die oben beschriebene Stellung einnehmen. Bei Anwendung eines Köders, welcher sie veranlaßt, aus ihrem Nest herauszukommen, sind die Tiere mit einem Handnetz leicht zu fangen.

Für längere Zeit scheinen die Männchen ihre Höhlen nur zur Nahrungssuche zu verlassen. In den Morgen- und Abendstunden, zur Zeit der Flut, kann man sie dann häufig an den Algen der Mole lebhaft umherschwimmen sehen. Doch sind sie auch zu dieser Zeit sehr scheu und verbergen sich bei jeder Störung schnell zwischen den Steinen.

Die Brutpflege wird von den Männchen in Höhlen ausgeführt, an deren Decke die Weibchen ihre Eier anheften. Sorgfältig bewachen nun die Männchen das Gelege. Sogar bei der Herausnahme des Steines aus dem Wasser bleiben sie in demselben oder kehren, wenn sie vertrieben wurden, sobald als möglich in ihn wieder zurück. Steindachner und Kolombatović (1883) fanden die Tiere zwischen Steinen und besonders in Löchern größerer Felsen im Canale della Castella bei Kranjica.

Bl. canaevae Vincig.

Die Tiere wurden auf der Nahrungssuche am Algenbewuchs der Dampfermole in Kr̊k gefangen. Über Lebensweise, Brutpflege usw. sind genauere Angaben nicht bekannt. Steindachner und Kolombatović (1883) geben an, diese Art häufig im Hafen von Spalato zwischen den Steinen des Hafenwalles gefunden zu haben.

Bl. tentacularis Brünnich

wurde schwimmend am Algenbewuchs der Dampfermole in Kr̊k gefangen. Nähere Beobachtungen konnten wegen des spärlichen Vor-

kommens dieser Art nicht gemacht werden. Nach Kolambatovič (1882) lebt diese Art in ziemlich großer Tiefe; sie ist jedoch nach Lo Bianco (1909) häufiger an dem Algenbewuchs anzutreffen. Die Eier wurden nach Lo Bianco (1909) im März in einer Röhre von *Vermetes gigas* gefunden.

Bl. ocellaris L.

Von dieser Art wurde nur ein Weibchen in einem Netz erbeutet, welches aus einer Tiefe von 60 –74 m in der Adria herausgeholt wurde. Nach Piéron (1914) befestigen die Tiere den Laich in der Höhlung einer Muschelschale, welche von dem Männchen bewacht wird. Die Eier besitzen einen mittleren Durchmesser von 0,75 mm; sie sind im Innern undurchsichtig, lila gefärbt und von einer durchsichtigen Hülle umgeben.

Bl. zvonimiri Kolomb.

Die männlichen wie auch die weiblichen Tiere wurden (wohl auf Nahrungssuche) schwimmend am Algenbewuchs der Dampfermole gefangen. Nach Kolombatovič (1882) ist diese Art im Sommer sehr häufig; im Winter dagegen sieht man sie nicht.

Bl. sanguinolentus Pall.

ist in Kŕk sehr häufig unterhalb der Gezeitenzone anzutreffen und folgt in geringem Maße der Ebbe und Flut, was besonders bei den Weibchen zu beobachten ist. Doch gehen die Tiere nie so weit herauf, daß sie bei der Ebbe in kleinen Pfützen oder sogar unter Steinen zurückbleiben. Während die Weibchen zwischen den Steinen und an der Mole herumschwimmen, von welcher sie sich bei geringster Störung schnell zurückziehen, halten sich die Männchen unter Steinen, die stets mit Wasser bedeckt sind, oder auch in größeren Steinspalten auf, in welchen sie die an der Decke oder den Seiten befestigte Brut sehr sorgfältig bewachen. Infolge der sehr starken Entwicklung des Gebisses gelingt es ihnen stets, andere Männchen ihrer Art oder sogar größere Fische und Krabben von dem Neste fernzuhalten, so daß der Brut von diesen Tieren keine Gefahr droht. Ihre Nahrung besteht wohl aus kleinen Tieren, welche sie samt den sie beherbergenden Algen (*Ulva*) verschlingen, da der Magen und Darm vollständig mit diesen gefüllt ist.

Bl. pavo Risso

gehört zu den häufigsten in Kŕk zu beobachtenden *Blennius*-Arten. Die Männchen leben in den Spalten der Molen und in den frei im Wasser befindlichen Steinblöcken im Hafen, die zur Befestigung der Schiffe dienen. Auch in großen Bohrmuschellöchern sind sie an-

zutreffen. Da die zum Aufenthalt gewählten Spalten größtenteils in der Zone liegen, welche während der Ebbe frei von Wasser ist, so kommt es vor, daß der Eingang zu ihnen während der Ebbe trocken gelegt ist. Trotzdem verlassen die Tiere nicht ihren Wohnraum, sondern ziehen sich in dessen innersten, etwas tiefer gelegenen Winkel zurück, in welchem immer etwas Wasser zurückbleibt, so daß stets die notwendige Feuchtigkeit vorhanden ist. Sobald das Wasser wieder steigt und den Eingang bedeckt, kehren die Tiere in den vorderen Teil des Wohnraumes zurück. Die Weibchen dagegen halten sich unter Steinen im tieferen Wasser auf, und zwar in Regionen, welche niemals während der Ebbe frei liegen. Die Wohnlöcher der Männchen suchen sie nur zur Eiablage auf. Nie konnte ich beobachten, daß sie Steinspalten und dergleichen zum dauernden Aufenthalt ausersehen. Eine eingehende Darstellung der Lebensweise dieser Art soll zusammen mit der Eientwicklung gelegentlich an anderer Stelle gegeben werden.

Bl. sphinx C. V.

An Felsen und Steinen der Mole, die mit Algen bewachsen sind. Die Tiere wurden nur dann gefangen, wenn sie auf der Nahrungssuche zwischen dem Algenbewuchs herumschwammen. Brutpflege wurde nicht beobachtet. Auch konnte nicht festgestellt werden, ob die Tiere sich nur zwecks Nahrungssuche zwischen den Algen bewegen und ob das Männchen Bohrlöcher oder Felsspalten als Aufenthaltsort wählt. Desgleichen konnte nichts über den gewöhnlichen Aufenthalt des Weibchens ermittelt werden. GUITEL (1893) beobachtete im Aquarium das Nest in den Löchern der Pfahlmuschel und in Felsspalten. Er teilt ferner ausführliche Beobachtungen über Brutpflege, Werbung des Männchens und Verteidigung des Nestes mit.

Petroscirtes punctatus C. V.

hält sich bei Belawan in leeren Bohrmuschellöchern von Casuarinenstümpfen auf, die bei Flut oft nur einmal monatlich vollständig unter Wasser stehen, bei Ebbe jedoch nur von den Wellen bespritzt werden, manchmal auch ganz trocken liegen. In diesen Löchern und unter der Rinde werden auch die Eier, welche an der Unterlage mit Anheftungsfäden befestigt werden, dicht nebeneinander abgelegt.

P. bipunctatus DAY

wurde in Batavia auf dem Fischmarkt gekauft und konnte auch zwischen den Korallen bei der Insel Hoorn gefangen werden. Bei Laboean (Westküste Javas) wurden sie in einem kleinen Resttümpel auf der Ebbeplatte erbeutet, der mit Formol vergiftet wurde.

P. anema Blkr.

hält sich zwischen kleinen, im flachen Küstenwasser auf sandigem Grunde liegenden Korallenblöcken auf, unter welchen die Tiere sich auf der Flucht verbergen. Ambon.

P. elegans und *P. japonicus* (?)

erhielt ich durch das freundliche Entgegenkommen von Herrn Prof. N. Yatsy, Tokio, von der japanischen Küste, wofür ich auch an dieser Stelle ganz ergebenst danken möchte.

Salarias quadricornis C. V.

bei Padang und an der Ebbeplatte bei Pia (Saparoea) im Wasser zwischen flachen, auf sandigem Grunde liegenden Fels- und Korallenblöcken.

S. alboguttatus Kner

zwischen kleinen, auf sandigem Grunde liegenden Korallenblöcken, die stets mit Wasser bedeckt sind. Strand bei Hative (Ambon).

S. unicolor Rüpp.

zusammen mit vorhergehender Art am Strand bei Hative. Wurde auch bei Sabang (westlich von Sumatra) gefangen, an welcher Stelle diese Art eine ähnliche Lebensweise besitzt.

S. dussumieri C. V.

stammt von der Insel Barhala, von Laboean, der Insel Popole, von Noesa kambangan (Südküste Javas) und von Ambon. Auf Barhala sind die Tiere hauptsächlich an den Felsen des »Staart« anzutreffen und in kleineren Tümpeln, die sich bei Ebbe auf den zum Teil stark ausgewitterten Felsen bilden. Diesen Felsen fehlt jeglicher Pflanzenbewuchs, wenn man von dem Diatomeenbelag absieht. Die Tiere liegen S-förmig gekrümmt, mit Vorliebe auf abgerundeten, nur wenig über dem Wasser hervorragenden Steinen, welche von der Brandung bespült werden, oder sitzen auf dem sandigen Grunde der flachen, mit Seewasser gefüllten Becken, in welchen sie sich bei Fangversuchen unter Steinen verbergen. Auf der Insel Popole halten sich die Tiere auf kahlen, von der Brandung bespülten Korallenblöcken und Felsen auf.

S. frenatus C. V.

hält sich am Nordstrand der Insel Pisang, südlich von Sumatra, hauptsächlich in kleinen Vertiefungen und Nischen von Granitblöcken auf, welche dauernd von der Brandung benetzt werden.

S. bilitonensis Blkr.

lebt unter kleinen, im flachen Wasser liegenden Korallenstücken und Steinen an der Küste bei Seri (Ambon). Diese Art bleibt bei Ebbe

in den flachen Resttümpeln zurück; doch wurde sie nie außerhalb des Wassers in der Brandungszone beobachtet.

S. kirkii GTHR.

ist ein sehr häufiger Bewohner der teilweise von der Brandung bespritzten kahlen Lavafelsen der Insel Perim (Rotes Meer). Die Tiere halten sich längere Zeit außerhalb des Wassers auf den Felsen auf und fliehen nur, wenn ihnen jeder Ausweg versperrt ist, ins Meer, um sobald als möglich wieder ans Land zu kommen. Auf den Felsen liegen sie dicht angeschmiegt und S-förmig zusammengekrümmt in flachen höhlenartigen Löchern und Spalten.

S. andersonii DAY

wurde an Javas erste Punt, in der Wijnkoopsbay und an den Felsen der Insel Pisang erbeutet. An Javas erste Punt halten sie sich in kleinen Höhlungen der von einer starken Brandung bespülten Granitfelsen auf, in welchem sie S-formig zusammengekrümmt liegen. Werden sie verfolgt, so hüpfen sie zunächst von Fels zu Fels und versuchen so zu entkommen. Erst wenn sie nicht mehr ausweichen konnen, springen sie ins Meer, um sofort mit der nächsten Welle wieder auf die Felsen zu hüpfen. Nach HARMS (1929), welcher diese Art eingehender in der Wijnkoopsbay beobachtet hat, kleben die Weibchen ihre Eier über der Wasserzone an den Felsen fest und bespülen sie von Zeit zu Zeit mit Wasser aus der Mundhöhle. »Die Jungfische, die noch *Blennius*-artig sind, fallen in das Meer, wo sie wohl später metamorphosieren, was allerdings nicht beobachtet werden konnte.«

Salarias spec.

wurde zusammen mit *S. kirkii* auf Perim gefangen und besitzt dieselben Lebensgewohnheiten wie diese Art.

C. Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes.

1. Literaturübersicht.

Über den Bau und die Funktion der Geschlechtsorgane der *Gobiiformes*, und zwar von *G. minutus*, finden sich die ersten Angaben, die noch heute zum größten Teil Gültigkeit besitzen, bereits bei RATHKE (1824). »Es bestehen nun aber die männlichen Geschlechtswerkzeuge der Grundel (*Gobius minutus*) aus zwei Hoden; einem Paare beträchtlich großer Hülfsorgane und einem kleinen unpaarigen Hülfsorgan.« Das große »Hülfsorgan« findet RATHKE im Mai »zum Teil mit einem schneeweißen, aus den zartesten Kügelchen bestehenden Stoffe erfullt, der ganz das Ansehen des Saamens (Milch) hatte und, wie ich glaube, aus

dem Hoden hineingelangt, nicht aber das Erzeugnis des Hülfsorgans selber war. Zwar ist es mir mehr als wahrscheinlich, daß dieses Gebilde gleichfalls einer Absonderung vorstehe, aber wegen seines sehr festen Baues, glaube ich, kann der abgesonderte Stoff nur zu den mehr wässerigen Ausscheidungen gehören. Es erscheint mir daher, daß die in Rede stehenden Teile hauptsächlich nur als Behälter dienen, welche den Saamen, der allmählich von den verhältnismaßig zum ganzen Körper nur kleinen Hoden ab- und ausgeschieden wird, in sich aufnehmen und einige Zeit hindurch in sich aufbewahren«. Diese ersten Angaben vervollständigt dann RATHKE (1836) selbst durch Untersuchungen an *Gobius batrachocephalus*, *G. ophiocephalus*, *G. melanostomus* und *G. marmoratus*. Er stellt fest, daß die in den »Hülfsorganen« enthaltene Flüssigkeit, wenigstens außerhalb der Laichzeit, von ihnen selbst bereitet ist und nicht aus dem Hoden in sie gelangten Samen darstellt. Über ihre Bedeutung schreibt er folgendes: »Da aber die Saamenleiter in diese Organe übergehen und sich in sie gleichsam ausmunden, so muß zur Laichzeit der Saamen durch sie, und zwar durch den Wurzelteil derselben, hindurchgehen und sich mit der Flüssigkeit derselben vermischen. Es lassen sich demnach diese Organe, was anbelangt ihre Bedeutung, wohl am passendsten mit den Saamenblasen der Saugetiere vergleichen.« HYRTL (1850) bestätigt diese Angaben durch Untersuchungen an *Gobius jozo*, *G. minutus* und *G. paganellus*. Er beschreibt genauer den Aufbau der Vesiculae seminales und weist nach, daß das von RATHKE (1824) erwahnte unpaare Hilfsorgan nur ein Lappen der linken Samenblase darstellt. Der histologische Bau der Samenblasen wird dann naher von BROCK (1878) beschrieben. Doch soll auf die Einzelheiten seiner Untersuchungen, die, dem Stande der zu seiner Zeit angewandten Technik entsprechend, große Lücken aufweisen, erst im speziellen Teil eingegangen werden. DISSELHORST (1897 und 1904) dagegen bringt in seinen Zusammenfassungen uber die Geschlechtsorgane der Teleosteer nichts Neues, sondern fuhrt nur die Ergebnisse der eingangs erwähnten Forscher an. Die Angaben von HARMS (1929) sind nur als Problemstellung gedacht, worauf vorliegende Arbeit aufgebaut werden sollte.

2. Lage und äußerer Bau der Geschlechtsorgane.

Die Geschlechtsorgane der untersuchten *Gobiiformes* (siehe Material) weisen, abgesehen von kleinen Abweichungen, die gleiche Lage und den gleichen anatomischen Bau auf.

Die langen, meistens bandartig bis in die Gegend der vordersten Flossenstrahlen der ersten Rückenflosse reichenden Hoden (siehe HARMS

1929, Abb. 20c) sind mit einem langen Aufhängeband (Mesorchium) an den äußeren Seiten der unpaaren Urniere befestigt. Das Mesorchium bildet die Fortsetzung des Mesorectums bzw. des Mesenteriums, deren beide Lamellen sich von ihrer median gelegenen Befestigungsstelle an der Niere lateral ausbreiten und vom Rande der Niere als Mesorchium zum Hoden gehen. Zwischen den beiden vollständig untereinander verwachsenen Blättern des Mesorectums liegen feine Gefäße und Nerven.

Die unpigmentierten Hoden sind im Querschnitt von länglich ovaler oder mehr runder Gestalt. Sie sind während der Brunst prall mit Spermatozoen gefüllt, so daß sie einen fast runden Querschnitt besitzen. In der Nachbrunstzeit dagegen weisen sie stärkere Falten auf und liegen seitlich zusammengepreßt den Wänden der Leibeshöhle flach an. Die mehr oder minder gewundenen Samenkanälchen, welche an ihrem Ende meistens gegabelt sind, sind radiär angeordnet und münden hintereinander in den testicularen, den ganzen Hoden auf seiner ventralen Seite durchziehenden Samenleiter. Dieser tritt erst kurz vor dem caudalen Ende aus dem Hoden, liegt demselben aber zunächst noch in einer stärkeren Bindegewebsschicht dicht an. In den freien, nicht testiculären Teil des Samenleiters mündet, den ganzen Bezirk vom caudalen Ende des Hodens bis zur Vereinigungsstelle der beiden Samenleiter einnehmend ein Komplex von tubulösen Drüsen, welcher mit RATHKE (1836) und als Analogon zu den Amphibien und Amnioten als »Samenblase« zu bezeichnen ist, ohne daß mit dieser Bezeichnung die Funktion festgelegt werden soll. Die Samenblasen liegen zu beiden Seiten des Rectum an der Wand der Leibeshöhle. Sie bestehen bei den Gobiiden aus einem einheitlichen Komplex, welcher mitunter, wie z. B. bei *G. caninus*, an der Spitze in einen besonderen Fortsatz ausgezogen (siehe HARMS 1929, Abb. 20c) oder durch Einschnürung, wie es bei *G. annatus* u. a. der Fall sein kann, lappenartig geteilt ist. Bei *G. caninus* ist auch stets zwischen Hoden und Samenblase ein kleiner, freier Samenleiterabschnitt zu erkennen. Dagegen sind bei den *Bole-* und *Periophthalmus*-Arten schon äußerlich zwei Teile an der Samenblase zu unterscheiden (Abb. 1): ein kleiner, dicht dem Hoden anliegender und mit ihm durch eine dickere Schicht lockerer Bindegewebsfasern verbundener Abschnitt (Abb. 1, Sa_1), welcher aus drei bis fünf zusammenhängenden Schläuchen besteht, die einzeln hintereinander in den Samenleiter (*Vd.*) münden. Dieser Teil setzt sich caudalwärts in die eigentliche Samenblase (*Sa.*) fort, welche aus acht bis zehn Drüsenschläuchen gebildet wird. Sie sind durch unvollkommene Querwände in Kammern geteilt, welche miteinander in Verbindung

stehen. Die eigentlichen sekretorischen Teile sind der distale und mittlere Bezirk der Samenblase, während der proximale, die in den Samenleiter mündenden Gänge aufweisende Teil, wie später dargelegt werden soll, bei der Sekretion nur eine unwesentliche Rolle spielt. Der eingangs angeführte cranale Abschnitt der Samenblase (Sa_1) wird von HARMS (1929) als eine Art Nebenhoden angesehen, der »natürlich nichts mit dem Nebenhoden der Selachier und der Landwirbeltiere zu tun hat. Funktionell und im Bau ist er ihm aber gleich.« Dieser Ansicht von HARMS kann ich mich nach meinen Untersuchungen an *Periophthalmus chrysospilos* und *P. vulgaris* nicht anschließen. Denn einmal geht der Samenleiter nicht, wie HARMS es in Abb. 18 bei *P. chrysospilos* darstellt, durch den als Nebenhoden bezeichneten Teil, sondern die Schläuche dieses cranialen Samenblasenabschnittes münden, wie bereits betont, in den Samenleiter (Abb. 1), wie HARMS es auch in Abb. 19 für *P. vulgaris* (*P. argentilineatus*) anführt. Doch liegen die Verhältnisse bei *P. vulgaris* genau so wie bei *P. chrysospilos*. Ein besonderer, nur mit dem Samenleiter in Verbindung stehender, von der eigentlichen Samenblase abgetrennter Teil ist auch bei dieser Art nicht vorhanden. Vielmehr ist HARMS hier einem Irrtum zum Opfer gefallen, da der betreffende, als Nebenhoden bezeichnete Abschnitt bei der histologischen Untersuchung des Totalpräparates sich als ein vom eigentlichen Hoden abgesprengter Hodenteil erwiesen hat. Ferner ist zwar der caudale, dem Hoden anliegende Samenleiterabschnitt durch unvollständige Querwände zerteilt. Doch ist dieses eine Erscheinung, die recht häufig im freien Samenleiter der Teleosteer, z. B. *Gasterosteus* u. a., zu beobachten ist und welche funktionell nicht mit einem Nebenhoden verglichen werden darf, wie er, wie später dargelegt werden soll, bei zahlreichen *Blenniiformes* vorhanden ist.

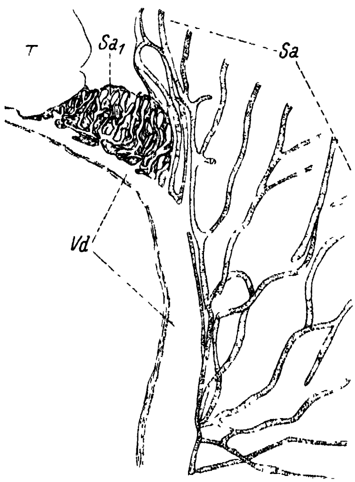


Abb. 1. Die Verbindung von Hoden, Samenleiter und Samenblase bei *Periophthalmus chrysospilos*. Nach einem Totalpräparat. Vergr. LEITZ Obj. 3, Oc. 2, Tbl. 150. Auf ½ verkl. *T* Hoden, *Sa* Samenblase, Sa_1 samenblasenähnliches Zwischenstück zwischen Hoden und Samenblase, *Vd.* Samenleiter.

Die beiden Samenleiter vereinigen sich bei den meisten *Gobius*-Arten und den anderen untersuchten *Gobiiformes* noch im Bereich des caudalen Abschnittes der Samenblasen kurz vor ihrem Eintritt in den Analpfropf zu einem gemeinsamen Gang, so daß bei diesen Arten die Samenblasen in ihrer gesamten Ausdehnung von Peritonealepithel überzogen sind, welches ohne Bildung eines Aufhängebandes auf die Muskulatur der Leibeshöhle übergeht. Bei *Gobius auratus* dagegen findet die Vereinigung erst im Analpfropf statt. Bei dieser Art sind auch die Verhältnisse bezüglich der Samenblase insofern abweichend, als der caudale Abschnitt der Samenblase teilweise im Analpfropf liegt, so daß dieser Abschnitt frei von Peritonealepithel ist und nur von Bindegewebe des Analpfropfes umgeben wird.

Der gemeinsame Samenleiter mündet bei allen *Gobiiformes* normalerweise kurz vor der Spitze auf der ventralen Seite des langgestreckten und besonders bei den *Bole*- und *Periophthalmus*-Arten erigierbaren Corpus cavernosum vor der Mündung des Harnleiters frei nach außen. Nur in zwei Fällen, die als Entwicklungsstörungen anzusehen sind, ist eine Abweichung von diesen Mündungsverhältnissen zu beobachten. So trennen sich bei einem Männchen von *P. chrysospilos* aus Batavia wieder die Samenleiter nach dem Eintritt in das Corpus cavernosum und münden getrennt von den in diesem Fall ebenfalls paarigen Harnleitern nebeneinander auf einem mehr breiten als langen Corpus cavernosum. Bei einem jüngeren Männchen von *P. vulgaris* dagegen vereinigen sich die Samen- und auch die Harnleiter überhaupt nicht, sondern münden getrennt nach außen.

Bei den weiblichen Tieren vereinigen sich ebenfalls die beiden Ovarien in ihrem caudalen Ende, der bereits wegen Fehlens von Urkeimzellen als Eileiter angesehen werden muß, zu einem unpaaren Eileiter. Er tritt kurz vor der Spitze des bei den weiblichen *Bole*- und *Periophthalmus*-Arten ebenso wie bei den Männchen erectilen Corpus cavernosum unter Lumenverbreiterung mittels einer tiefen, von einem mehrschichtigen ectodermalen Epithel ausgekleideten und auf der ventralen Seite gelegenen spaltartigen Grube nach außen. Der Harnleiter mündet, wie beim Männchen, dicht daneben caudalwärts aus. Doch liegt seine Mündung mitunter, wie z. B. bei *Gobius auratus*, bei *Bole* und *Periophthalmus* noch im Bereich der spaltartigen Erweiterung des Endabschnittes vom Eileiter, so daß in diesem Falle ein Sinus urogenitalis gebildet wird.

Das Corpus cavernosum, das bei den *Gobiiformes* ein sekundäres Geschlechtsmerkmal darstellt — bei den Männchen ist es von lang-

gestreckter und dreieckiger Gestalt, während es bei den weiblichen Tieren gedrungen und an der Spitze, welche bei *Gobius auratus* in Fransen ausgezogen ist, stark abgerundet ist (siehe HARMS 1929, Abb. 20c und d) —, dient bei den *Bole-* und *Periophthalminae* als Begattungsorgan. Denn diese Arten besitzen, wie es HARMS (1929) nachgewiesen hat, eine innere Befruchtung. Bei den *Gobius*-Arten dagegen, die eine äußere Befruchtung haben (GUITEL 1892/1893, RETZIUS 1914 und nach eigenen Beobachtungen) wird das Corpus cavernosum im weiblichen Geschlecht als eine Art Legeröhre benutzt, mit deren Hilfe das Anheften der Eier an der unteren Seite von Steinen und dergleichen erleichtert wird. Aus diesem Grunde ist es wohl nicht angängig, das Corpus cavernosum bei den *Gobius*-Arten mit HYRTL (1850) als Penis spurius zu bezeichnen. Nur bei den Männchen der *Bole-* und *Periophthalmus*-Arten ist für das Corpus cavernosum diese Bezeichnung zutreffend.

Die Gefäßversorgung der Keimdrüsen, welche näher bei *Periophthalmus schlosseri* untersucht wurde, geht folgendermaßen vor sich: Die Aorta descendens gibt in ihrem hinteren, noch unter dem caudalen Teile der Niere gelegenen Abschnitt auf der ventralen Seite ein Gefäß ab, welches durch die Nierenmasse tritt, sich zunächst der rechten, mitunter auch der linken Wand des caudalen Harnblasenabschnittes anlagert und so die Harnblase mit arteriellem Blut versorgt. Auf der ventralen Seite des Harnblasenhalses teilt sich diese Arterie in zwei Äste, einen vorderen, in das ventrale Mesenterium hineinziehenden und einen caudalwärts sich erstreckenden Ast. Letzterer geht auf dem Harnblasenhals bis an die Vereinigungsstelle der beiden Hoden bzw. Ovarien. Er teilt sich in ein linkes und rechtes Gefäß, welche auf der Innenseite der beiden Gonaden bis zu ihrer Spitze zu verfolgen sind. Von diesen gehen in der Nähe ihrer Wurzeln kleinere Gefäße aus, die zu den Wandungen der Samenblasen ziehen. Von den beiden inneren Hauptästen ziehen kleinere Gefäße nach dem Inneren und den dorsalen und ventralen Kanten der Keimdrüsen und treten dann auf die äußeren Seiten. Auf diesen — auch im Inneren der Gonaden — wird das Blut von einem engen Netz fein verzweigter Venen aufgenommen, welche sich in zwei oder drei Hauptästen vereinigen. Je einer oder zwei dieser Hauptäste liegen ungefähr im mittleren und hinteren Abschnitt der Keimdrüsen und ziehen durch das Mesometrium zu der Vena caudalis posterior, welche der Urniere angelagert, teilweise sogar eingelagert ist. Im vorderen Teil der Keimdrüsen vereinigt sich das venöse Flechtwerk in einem stärkeren Gefäß, welches zunächst auf der äußeren Seite bis fast zur Spitze sich erstreckt und dann in das Mesometrium tritt. An der Basis

desselben bilden die beiden Venen einen kurzen, unpaaren, der Niere anliegenden Abschnitt, welcher in eine die beiden Venae cardinales posteriores verbindende Queranastomose eintritt.

3. Der histologische Bau der männlichen Geschlechtsorgane.

Der Hoden ist ebenso wie alle zum Geschlechtsapparat gehörenden und frei in der Leibeshöhle sich befindlichen Teile in seiner gesamten Ausdehnung von Peritonealepithel überzogen. Unter diesem Peritonealüberzug liegt die mehr oder minder starke Tunica propria, in welcher ringartig angeordnet einzelne glatte Muskelfasern vorhanden sind, die besonders nach Färbung mit Azan nach Heidenhain sehr deutlich hervortreten. Die Tunica propria enthält an den leicht abgerundeten Ecken kleinere Gefäße, während an den Seitenflächen meistens nur Kapillaren auftreten. Doch ist eine deutlich abgegrenzte Tunica vasculosa nicht vorhanden. Von der Tunica propria gehen die Bindegewebssepten aus, welche die einzelnen Hodentubuli voneinander trennen und in welchen auch bei den verschiedenen *Gobiiformes* in wechselnder Zahl glatte Muskelfasern zu beobachten sind. Diese Septen enthalten ebenfalls Kapillaren. Kleinere Gefäße treten nur an den Abzweigungsstellen der Septen von der Tunica propria oder in dickeren intertubularen Septen auf. Die Verteilung der Nerven im Hoden konnte nicht näher verfolgt werden.

Die intertubularen Septen sind bei den von mir untersuchten *Periophthalmus*-Arten stets dünn. Jahreszyklische Veränderungen, entsprechend dem Ablauf der Spermatogenese, sind an ihnen nicht deutlich wahrzunehmen. Dagegen treten sowohl bei den *Gobius*-Arten aus der Adria als auch bei denen des malaiischen Archipels, ebenso bei *Boleophthalmus boddaerti*, *Trypauchen vagina* und *Amblyopus brachygaster* Schwankungen in der Ausbildung dieser Septen auf, die besonders bei letzteren Arten einen beträchtlichen Umfang einnehmen können. Doch soll auf sie nicht näher eingegangen werden, weil das mir zur Verfügung stehende Material für derartige Untersuchungen nicht ausreicht.

Da nun bei einzelnen *Gobiiformes* sowohl unabhängige Geschlechtsmerkmale, z. B. Verlängerung der ersten Strahlen der ersten Rückenflosse bei den Männchen von *Periophthalmus chrysospilos*, *P. vulgaris* u. a., die verschiedenartige Ausbildung des Corpus cavernosum bei beiden Geschlechtern, vorhanden sind, als auch solche, die dem jahreszyklischen Wechsel unterworfen sind (Hochzeitskleid bei *Gobius auratus* und den anderen Gobiiden der Adria), so ist wohl die Untersuchung bzw. Fest-

stellung eines Interstitiums bei diesen Arten von großem Interesse. Leider erweist sich das mir zur Verfügung stehende Material an *Gobius*-Arten fur diese Zwecke nicht als ausreichend. Dagegen konnte das Zwischengewebe im Hoden von *Periophthalmus chrysospilos* und *P. vulgaris* näher untersucht werden, worauf bei der Darstellung des jahreszyklischen Verhaltens der Keimdrüsen eingegangen werden soll.

Ferner sind bei *Gobius auratus* größere Zellenkomplexe vorhanden, welche als interstitielle Zellen angesehen werden können. Sie sind wohl bereits von COURRIER (1921) beobachtet, jedoch nicht genauer beschrie-

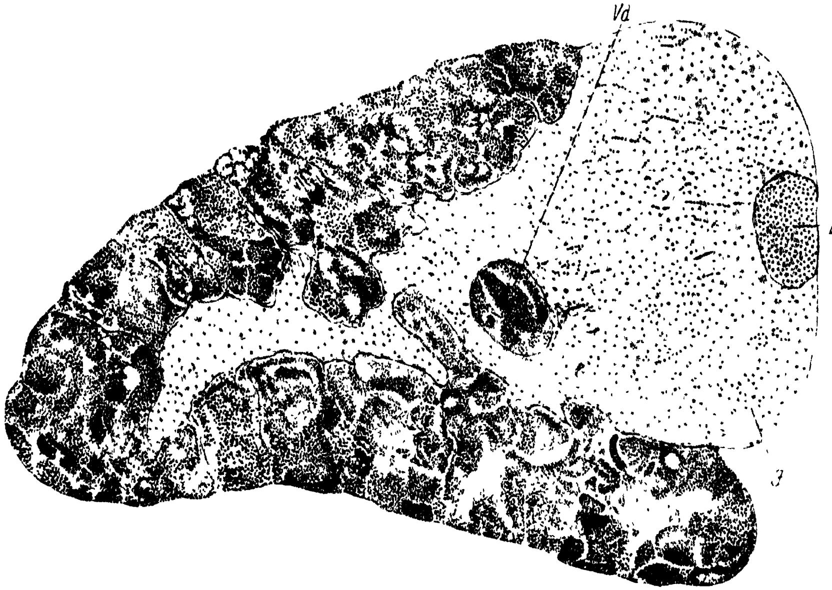


Abb. 2. Querschnitt durch den Hoden von *Gobius auratus* Krk, 19. V 1929 Susa, Eisenhämatoxylin-Samenfuchsin Vergr 82 *Blg* Blutgefaß, *J.* interstitielle Zellmasse *Vd* Samenleiter.

ben worden. COURRIER gibt nur folgendes an: »On trouve, chez le *Gobius*, un tissu interstitiel richement vascularisé et très abondant, surtout du côté du canal excréteur.« Hieraus ist wohl nicht zu ersehen, ob es sich um den weiterhin zu beschreibenden Zellkomplex handelt, da COURRIER nicht die von ihm untersuchte *Gobius*-Art angibt. Ich konnte nämlich diese Zellen nur bei *G. auratus* beobachten. Bei *G. paganellus*, *G. bucchichi*, *G. quagga* und *G. jozo*, die zu derselben Jahreszeit gefangen und mit derselben Fixierungsflüssigkeit konserviert wurden, habe ich derartige Zellkomplexe oder auch nur einzelne solcher Zellen nicht finden können. Dagegen erwähnen KOLMER und SCHEMINZKY (1922) bei der Untersuchung des Hoden von *G. niger*, daß sich zwischen den Hodenlappchen

flache Ansammlungen von einigen hundert Zellen finden, »deren Aussehen aber nicht gestattet, sie mit Zwischenzellen zu identifizieren, eher mit Elementen des Suprarenalkörpers«.

Die Männchen von *G. auratus* wurden während der Laichzeit vom 18.–29. Mai 1929 in Krk gefangen. Material aus den übrigen Monaten des Jahres konnte nicht beschafft werden. Die untersuchten Hoden (Abb. 2) weisen in den Samenkanälchen neben großen Spermatogoniencysten nur vereinzelt Spermatiden auf, um welche die dicht zusammengelagerte Masse der Spermatozoen liegt. Auch die Samenleiter sind vollgepfropft mit Spermien, welche bereits in den basalen Teil der Samenblasen eingedrungen sind. Nach diesem Hodenbefund zu schließen, stehen die Tiere kurz vor Ausstoßen der Spermatozoen.

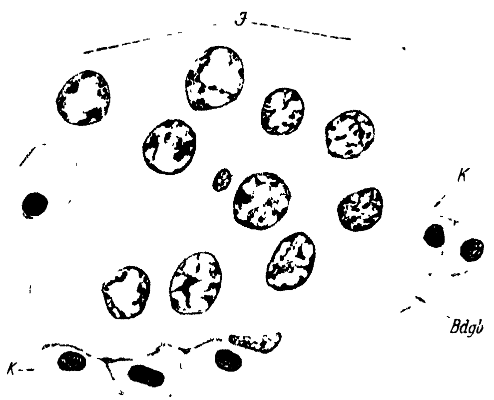


Abb. 3. Interstitielle Zellen aus Abb. 2 stärker vergrößert. Vergr. ZEISS Obj. Ohmm. 2 mm. Komp. Oc. 12, Tblg. 152. Auf ⅓ verkl. *Bdgb* Bindegewebslamellen, *J* interstitielle Zellen, *K* mit Erythrocyten gefüllte Kapillaren.

Bei diesen Tieren liegt am Hilus des Hoden, den Samenleiter mehr oder minder umfassend (Abb. 2, *Vd.*), ein großer Komplex von drüsenartigen Zellen (*J.*). Dieser Komplex verzweigt sich über den ganzen Hoden, so daß auch in den intertubularen Septen oft bis zum Hodenrande kleinere Anhäufungen dieser Zellen vorhanden sind. Sie sind stets von lockerem Bindegewebe eingeschlossen (Abb. 3, *Bdgb.*), das besonders um den Hiluskomplex eine derbe Kapsel bildet. Mit dem Samenleiter und mit den Samenkanälchen stehen sie nicht in direkter Verbindung. Sie werden von zahlreichen Kapillaren durchzogen (Abb. 3, *K.*), welche sich besonders im Hilus zu größeren Gefäßen vereinigen. Diese interstitiellen Komplexe bestehen aus sehr großen Zellen (Abb. 3, *J.*), welche durch eine deutliche Zellmembran voneinander getrennt sind. Ihre bläschenartigen Kerne sind im Vergleich zu denjenigen der übrigen

Zellen der Keimdrüsen sehr groß. Die chromatische Substanz ist in größeren Klumpen zusammengeballt, welche durch ein chromatisches Netzwerk mit der Kernmembran verbunden sind. Letztere erscheint oft durch die Anlagerung von Nucleolarsubstanz stark verdickt. Um den Kern liegt ein großer Plasmamantel, der mit kleinen Körnern gefüllt ist, welche sich jedoch nicht mit Eisenhämatoxylin schwärzen, vielmehr ein schwach fuchsinophiles Verhalten zeigen. Bei Färben mit Azan nehmen sie einen leicht dunkel- bis hellgrauen Ton an. Zwischen diesen granulaartigen Gebilden liegen kleine Vakuolen, welche wohl durch Herauslösen von lipoid- und fettartigen Substanzen entstanden sein mögen. Da diese Annahme auch durch nachträgliche Osmierung von Hodenstücken, welche in ZENKERscher Flüssigkeit konserviert waren, nicht geklärt werden konnte, so bedarf sie noch der Bestätigung durch geeigneter konserviertes Material. Ebensowenig konnte das jahreszyklische Verhalten und die Frage, ob in diesen Zellen ein Sekret gebildet wird, näher verfolgt werden.

Wenn auch über die Entstehung, besonders über die Funktion dieser Zellen nach dieser kurzen Untersuchung nichts Genaueres ausgesagt werden kann, so möchte ich sie doch zunächst mit COURRIER (1929) als interstitielle Zellen ansehen, da andere als Interstitium zu bezeichnende Zellkomplexe im Hoden von *G. auratus* nicht vorhanden sind. Denn die Zellen mit KOLMER und SCHEMINZKY (1922) in Beziehung zum Suprarenalkörper zu bringen, ist wohl nicht angängig, da sie keine Chromaffinitat besitzen. Wenn auch diese Eigenschaft nach BAECKER (1928) keineswegs als negativer Beweis angesehen werden kann, weil die chromaffinen Zellen der Fische in vielen Fallen beträchtlich schwieriger exakt nachzuweisen sind als jene der hoheren Wirbeltiere und oft keine starke Bräunung bei Behandlung mit chromsäurehaltigen Fixierungsgemischen erfahren, so sprechen andererseits auch noch die feine Vakuolisierung und die Granulabildung gegen eine solche Beziehung. Auch mit den Zellen des STANNIUSschen Körpers zeigen diese Zellen keine Ähnlichkeit, wovon ich mich an eigenen Präparaten überzeugen konnte. Höchstens käme eine Beziehung zu dem Interrenalsystem in Betracht, was aber besonders durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen klargelegt werden müßte. Derartige Untersuchungen konnten auch die Frage klären, ob diese Zellen mit den Zellhaufen im Hilus des Hoden der Blenniiden (siehe *Blennius pavo*) homolog sind.

Halt man zunächst an der Deutung dieses Zellkomplexes als Interstitium fest, so ist in diesem Falle die Möglichkeit vorhanden, seine Ge-

nese wie auch seine Funktion einwandfrei feststellen zu können. Denn unter natürlichen Bedingungen übersteht *Gobius auratus* gut Exstirpations- und Transplantationsversuche, welche bei einiger Übung nicht allzu schwer auszuführen sein dürften.

Was nun den feineren Bau der schlauchartigen, verzweigten Hodenkanälchen anbetrifft, so weisen sie bei den *Gobiiformes* im Vergleich zu den anderen Teleosteern keine Abweichungen auf. Erwähnen möchte ich jedoch das Vorhandensein eines kurzen Übergangsstückes zwischen den Samenkanälchen und dem intratesticulären Samenleiter, ohne dieses ohne weitere Untersuchung als eine Besonderheit des Hoden der *Gobiiformes* ansehen zu wollen.

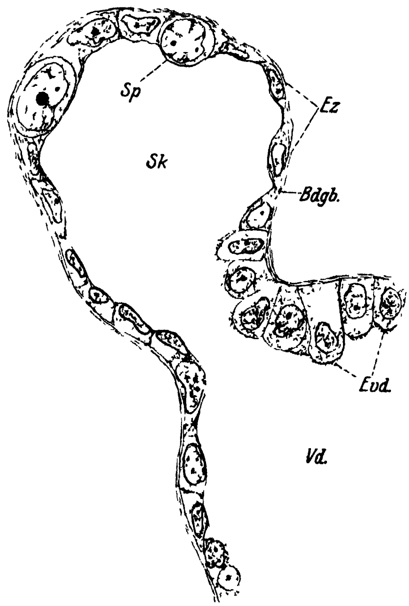


Abb. 4. Schnitt durch den proximalen Abschnitt eines Samenkanälchens von *P. chrysospilos*. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr.: ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 × Tblg. 150. Auf 4/5 verkl. *Bdgb.* Bindegewebshülle, *Evd.* Samenleiterepithel, *Ez.* Übergangsepithel zwischen Samenkanälchen (*Sk.*) und Samenleiter (*Vd.*), *Sp.* Spermatogonien.

In dem basalen, dem Samenleiter gegenüberliegenden Teil des Samenkanälchens (Abb. 4) — die in dem Lumen des Samenkanälchens und des Samenleiters befindlichen Spermatozoen sind zwecks besserer Übersicht nicht eingezeichnet worden — liegen an der Wandung noch Spermatogonien (*Sp.*) mit leicht gelappten Kernen und deutlich wahrnehmbaren Plasmasäumen. Zwischen den median getroffenen Spermatogonien befinden sich noch die Kalotten zweier anderer angeschnittener Spermatogonien, wodurch leicht das Bild entstehen kann, als ob diese Zellen Übergänge von Peritoneal- zu Keimzellen darstellten. Nach der Mündung in den Samenleiter (*Vd.*) ist das Samenkanälchen leicht verengt. In dieser Region ist es von flachen Epithelzellen (*Ez.*) ausgekleidet, welche den Spermatogonien direkt anliegen. Dieses Übergangsepithel setzt sich aus spindelförmigen Zellen mit langgestreckten, chromatinarmen Kernen zusammen. Übergangszellen zu den Epithelzellen des Samenleiters (*Evd.*) sind nicht vorhanden. Vielmehr weist auch die letzte, der Samenleiterepithelzelle anliegende Zelle des Übergangsepithels

denselben Bau wie die übrigen Zellen des Übergangsteiles auf. Nur ist sie infolge des Druckes von dem Samenleiterepithel her und infolge Anlagerung an eine dieser Zylinderepithelzellen zusammengedrückt, so daß sie die Gestalt eines fast rechtwinkeligen Dreiecks angenommen hat, welches mit einer Kathete der Basalmembran aufliegt.

Es ist also nicht angängig, im Hoden von einem Übergangsepithel in dem Sinne zu sprechen, daß sämtliche Übergänge von einer flachen zu einer zylindrischen Epithelzelle vorhanden sind. Wie weit dieses jedoch für andere Knochenfische mit ähnlich gebauten Ausführgängen zutrifft, bedarf noch weiterer Untersuchungen. Doch soll sich nach WEISSHAUPT (1925) bei *Cobitis fossilis* das Zylinderepithel des Samenleiters allmählich bis zu dem ganz glatten Epithelbelag des inneren Hodengerüstes abflachen, was im Gegensatz zu den bei den *Gobiiformes* beobachteten Verhältnissen steht.

Der Samenleiter ist bereits im Bereich des Hoden von einer in ihrem Umfange stark schwankenden Bindegewebslage umgeben, in welcher vereinzelt glatte Muskelfasern liegen. Doch sind dieselben nicht zu einer besonderen Ringmuskellage angeordnet. Elastische Fasern sind nur spärlich nachweisbar. Diese Bindegewebs- und Muskellage des Samenleiters, welche stark von Kapillaren und nur von wenigen kleineren Gefäßen durchzogen wird — auch vereinzelte Nervenfasern sind vorhanden —, wird außer dem Epithel des Samenleiters von der bindegewebigen Basalmembran begrenzt. Ihr liegt das einschichtige Epithel auf, in welchem keine Basalzellen vorhanden sind und welches im Bereich des testiculären Samenleiters (Abb. 4, *Evd.*) zylinderförmig ist. Der große Kern liegt je nach dem Zustand der Sekretbildung in der Mitte oder ist mehr nach der Basis bzw. der Peripherie verschoben. Im Plasma befinden sich feine Körnchen, die Vorstufen des Sekretes, die sich mit Eisenhämatoxylin schwach dunkel und mit Azan bräunlich färben. Nach der Peripherie zu nehmen sie bei Anwendung dieser Färbung einen bläulichen Ton an. Wie weit der Kern bzw. die Nucleolarsubstanz an der Bildung des Sekretes beteiligt sind, konnte wegen der Kleinheit der Zellen nicht festgestellt werden. Der Zellmembran liegt auf der freien Seite eine schmale kappenartige Schicht fein gekörnten Sekretes auf (Abb. 4, *Evd.*), das bei *Periophthalmus chrysospilos*, bei *P. vulgaris* und, nach den weniger ausführlichen Untersuchungen zu schließen, auch bei den anderen *Periophthalmus*-Arten stets vorhanden ist. Bei den *Gobius*-Arten der Adria dagegen sitzen zur Zeit der Brunst, wenn reife Spermatozoen bereits im Samenleiter vorhanden sind, der Zellmembran größere Kappen eines homogenen Sekretes auf, welches sich mit Azan schwach

blau färbt, jedoch keine Schleimreaktion zeigt. Es vermischt sich mit den Spermatozoen und gelangt so, wohl einen feinen Sekretmantel um sie bildend, bei der Spermaabgabe nach außen. Zu welcher Zeit die Sekretbildung bei diesen Arten einsetzt, bedarf noch weiterer Untersuchungen.

Der freie, zwischen caudalem Hodenabschnitt und der Samenblase liegende Teil des Vas deferens (Abb. 5) weist denselben Bau auf. Dieser Abschnitt ist nur von einer verhältnismäßig schmalen Muscularis umgeben (*Hü.*), welche stellenweise von vereinzelten Bindegewebsfasern durchsetzt wird. Das Epithel ist mehr kubisch und besitzt keine Basalzellen. Die freie Wand der Epithelzellen ist leicht in das Lumen vorgewölbt, während die anderen an benachbarte Zellen anstoßenden Zellgrenzen durch den gegenseitigen Druck eingedellt erscheinen. Die Kerne sind sehr groß, rundlich bis länglich oval und nehmen mitunter den größeren Teil der Zelle ein. Ein großer Nucleolus ist nur selten vorhanden. Meistens ist die Nucleolarsubstanz in großen Brocken über das Chromatinnetz unregelmäßig verstreut. Das Plasma enthält als feines Netzwerk die Prosekretkörnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin dunkel färben. Eine Verflüssigung dieser Körnchen tritt nach dem Lumen zu nicht ein. Vielmehr verläßt das Sekret in feingekörnten Strängen nach Einreißen der Membran die Zelle und vermischt sich mit den im Samenleiter befindlichen Spermatozoen.

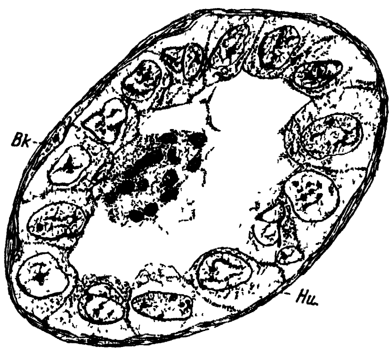


Abb. 5. Querschnitt durch den zwischen Hoden und Samenblase gelegenen Teil des Samenleiters von *P. chrysospilos* Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 20×, Tblg. 152 Auf ½ verkl. *Bk.* Bindegewebskern. *Hu.* die aus glatten Muskelfasern und Bindegewebsfasern bestehende Wandung des Samenleiters.

Denselben Bau weist auch das Epithel des zwischen dem cranialen Ende des Hoden und der eigentlichen Samenblase gelegenen samenblasenähnlichen Abschnittes auf (Abb. 1, $Sa._1$). Er setzt sich aus acht bis zwölf stark verzweigten kurzen Schläuchen zusammen, welche durch breitere, stärker durchblutete Bindegewebslagen getrennt werden und in einer derben Bindegewebskapsel eingeschlossen sind. Die Schläuche münden teilweise einzeln hintereinander oder auch mit einem, drei bis fünf Schläuchen gemeinsamen, trichterförmigen Kanal in den Samenleiter. Da diese Schläuche nebeneinander in den Samenleiter eintreten,

die Spermatozoen also nicht durch sie wandern müssen, so können sie nicht als Samenleiter dienen, wie es beim eigentlichen Nebenhoden der Fall ist. Auch wird in sie stets nur ein Teil der Spermatozoen dringen und sich mit dem von ihren Zellen abgeschiedenen Sekret mischen, im Gegensatz zu dem des Nebenhodens der höheren Wirbeltiere, welchen alle Spermatozoen durchwandern müssen. Da das Sekret, nach dem Bau der sezernierenden Zellen und nach seinen färberischen Reaktionen zu schließen, einen ähnlichen, vielleicht sogar denselben chemischen Bau besitzt wie das des Samenleiters, so dient dieser Abschnitt wahrscheinlich nur zur Vergrößerung der sekretorischen Fläche des Samenleiters. Aus diesem Grunde ist es wohl nicht angängig, ihn physiologisch mit dem Nebenhoden der Tetrapoden zu vergleichen.

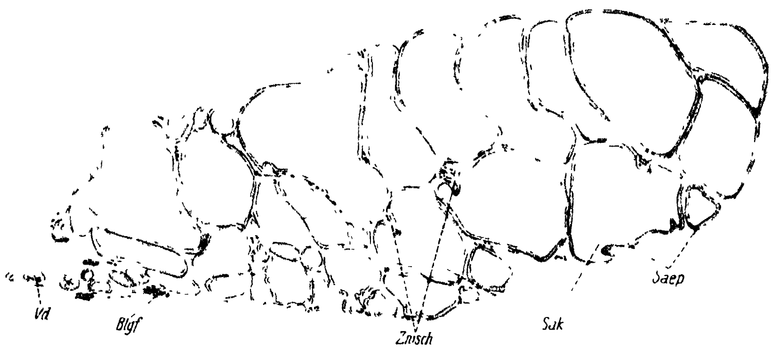
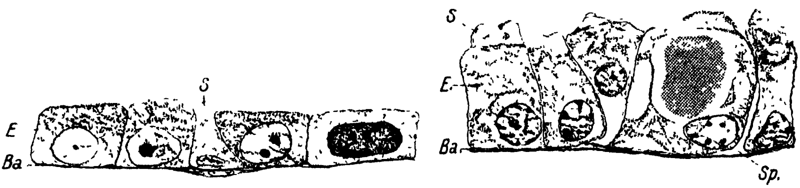


Abb. 6. Querschnitt durch die Samenblase eines geschlechtsreifen Männchens von *P. chrysospilos* Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. LEITZ Obj. 3, Oc. 3, Tblg. 152. Auf ½ verkl. *Blgf.* Blutgefäße, *Saep* Samenblasenepithel, *Sak* die teilweise mit Sekret gefüllten Kammern der Samenblase, *Vd* Samenleiter, *Zwsch.* die aus glatten Muskeln, aus Bindegewebe, Nervenfasern und Gefäßen bestehende Zwischenschicht.

Dem caudalen Ende dieses Zwischenstückes liegt die eigentliche Samenblase an, deren Drüsenschläuche mit denen des Zwischenstückes durch Bindegewebsfasern fest verbunden sind.

Die Samenblase (Abb. 6) wird ebenfalls in ihrer gesamten Ausdehnung von Peritonealepithel überzogen, das sich über dem Samenleiter zu der Wand der Leibeshöhle fortsetzt. Unter ihm liegt eine stärkere Bindegewebsschicht, welche im basalen Teil stark entwickelt ist und an dieser Stelle die nach innen zu liegende Muskelschicht in ihrer Dicke um ein Mehrfaches übertrifft. Sie umhüllt im basalen Teil auch den Samenleiter (*Vd.*), so daß die Ausfuhrgänge der Samenblase und der Samenleiter in einem einheitlichen Bindegewebskomplex liegen, in welchem letzterer nicht für sich allein isolierbar ist. Ferner befinden sich hier noch größere Gefäße (*Blgf.*), die Seitenäste zwischen die Wände der Samenblase senden. Diese Bindegewebsschicht, welche nach dem distalen

Teil der Samenblase immer dünner wird — ihre Stärke richtet sich natürlich nach dem Füllungsgrad der Drüsenschläuche —, besteht aus dicken, zuweilen lockenartig gewundenen feinfaserigen Bindegewebsbündeln, zwischen welchen zahlreiche feine elastische Fasern liegen. Kapillaren ziehen sich in dieser Schicht bis zu den distalen Enden der Samenblase hin. Auf diese Bindegewebsschicht folgt eine dünne, an meinem Material nicht immer einwandfrei festzustellende Schicht von Nerven, unter welchen eine breitere Schicht glatter Muskelfasern liegt, die von langen elastischen Fasern und lockeren Bindegewebsfasern begleitet wird. In dieser Zone liegen gleichfalls Kapillaren, welche hier aber zahlreicher als in der eigentlichen Bindegewebsschicht sind. Auch größere Gefäße (*Blgf.*) sind hier vorhanden. Den Abschluß nach dem Epithel der Samenblase bildet die Basalmembran (Abb. 7a und b, *Ba.*),



a b

Abb. 7. Epithel aus dem distalen Abschnitt der Samenblase von *P. chrysospilos*. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. a) Verschiedene Stadien der Bildung des flüssigen Sekretes. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 20 ×, Tblg. 152. Auf ½ verkl. b) Epithelzelle mit festem, homogenem Sekrettropfen. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 ×, Tblg. 152. *Ba* Basalmembran, *E* Epithel, *S* Sekrettropfen, *Sp* künstlicher Spalt.

die sich nur deutlich nach Färbung mit Azan hervorhebt. Stellenweise wird sie durch Kapillaren leicht in das Epithel vorgewölbt, ohne jedoch bis an das Lumen der Samenblasenschläuche vorgeschoben zu werden.

Einen ähnlichen Bau zeigen auch die Querwände (Abb. 6, *Zwsch.*), welche mehr oder minder weit von der Seite her in die Drüsenschläuche eindringen und so dieselben unvollständig trennen. Nur ist bei ihnen die in der Mitte liegende Muskelschicht von einer schmalen, von Nerven und Kapillaren durchzogenen dünnen Bindegewebsschicht umgeben, an deren Stelle mitunter die Basalmembran treten kann. Wenn also BROCK (1878) angibt, daß die so kompliziert gebauten Wände vollständig homogen seien, so liegt das wohl nur an der Unzulänglichkeit der ihm seinerzeit zur Verfügung stehenden mikroskopischen Methoden.

Die Wandungen der Kammern der Samenblase sind, wie es auch bereits BROCK (1878) betont, mit einem stets einschichtigen Epithel ausgekleidet, das je nach dem Füllungszustand der Samenblasenkammern mit Sekret ein Platten-, kubisches oder Zylinderepithel (Abb. 7a und b)

darstellen kann. Der Kern der Epithelzellen ist rund oder länglich, zuweilen leicht eingedellt und liegt, entsprechend der Sekretionsphase der betreffenden Zelle zentral bis basal. In Zellen, welche als an dem Anfang der Sekretbildung stehend anzusehen sind, liegt der Kern zentral (Abb. 7a). Die Nucleolarsubstanz ist ziemlich gleichmäßig über den Kern verstreut, so daß in ihm bei Färbung mit Eisenhämatoxylin nur geringe Strukturen wahrzunehmen sind und derselbe fast schwarz erscheint. Auf diesem Stadium ist das Plasma von zahlreichen netzartig angeordneten Körnchen durchsetzt, welche vakuolenartige Gebilde umschließen. Ob diese Lipoidtröpfchen enthalten, wie es z. B. Gerhartz (1905) für die Samenblase von *Rana fusca* angibt und auch Akutsu (1903) in dem Samenblasenepithel der Ratte beobachtet hat, konnte ich an meinem Material nicht feststellen.

Mit fortschreitender Sekretbildung wird der Kern heller. In ihm ist zunächst ein großer kompakter Nucleolus vorhanden, um welchen noch kleinere Brocken von Nucleolarsubstanz gelagert sind. Die Prosekretkörner im Plasma sind zahlreicher geworden. Sie liegen in dichten Strängen nebeneinander und füllen den Raum von der Mitte des Kernes, der basal gerückt ist, bis zur freien Zellwand ganz aus, indem sie nur kleine Vakuolen aussparen. Die Nucleolarsubstanz im Kern wird nun immer geringer an Masse, so daß der Kern zuletzt ein helles, an der Basis gelegenes Bläschen darstellt, in welchem ein ganz kleiner Nucleolus stets zentral sichtbar bleibt. Die Prosekretkörner wandern inzwischen weiter an die Peripherie der Zelle und treten hier unter Bildung einer Kappe (Abb. 7a und b, S.) in das Samenblasenlumen, in welchem sie zu einer homogenen, sehr fein gekornten Substanz verwandelt werden. Dieses Sekret färbt sich zwar mit Azan schwach blau, gibt jedoch mit Mucikarmin keine Schleimreaktion, so daß es große Ähnlichkeit mit dem Samenblasensekret der Tetrapoden zu besitzen scheint. Doch habe ich in ihm die von Gerhartz (1905) und Nussbaum (1913) in der Samenblase von *Rana fusca* beschriebenen Lipoidtropfen nach Fixierung mit Flemmingschem Gemisch nicht finden können, was vielleicht an der Ungunst des Materiales liegen kann.

Wieweit an der Sekretbildung der Kern durch Abgabe von Nucleolarsubstanz beteiligt ist, geht nicht einwandfrei festzustellen. Sicher ist es jedoch, daß sein Gehalt an farberisch darstellbarer Nucleolarsubstanz mit der Sekretbildung eng verknüpft ist. Da aber ein Austritt von geformter Nucleolarmasse nicht zu beobachten ist, so käme nur ein Austritt von chemisch veränderter Substanz in Frage, welche mit den von mir angewandten Farbstoffen nicht faßbar ist. Vielleicht findet

aber auch nur ein chemischer Umsetzungsprozeß statt, wodurch im Kern eine Substanz gebildet würde, welche auf die Bildung von Prosekretkörnern im Plasma aktivierend einwirken könnte.

Nach der Abgabe des Sekretes regeneriert die Zelle wieder aus sich selbst heraus und schreitet von neuem zur Sekretbildung. Es trifft also für diese merokrin sezernierenden Zellen ebenfalls die Angabe von NUSSBAUM (1912) über das Samenblasenepithel von *Rana* zu, »daß die Sekretion nicht identisch ist und auch nicht zeitlich zusammenfällt mit dem Absterben der Zellen«.

Neben diesem flüssigen Sekret werden noch homogene Sekretkugeln gebildet, welche auch nach dem Eintritt in das Lumen der Samenblasenschläuche in ihrer Gestalt erhalten bleiben. Diese Zellen, die solches Sekret produzieren (Abb. 7b), liegen verstreut zwischen den vorher beschriebenen Epithelzellen und sind im Ruhezustande von ihnen nicht zu unterscheiden. Da ich diesen Vorgang stets in der Samenblase von *Periophthalmus chrysospilos* beobachtet habe — bei den von mir untersuchten *Gobius*-Arten scheint er nicht vorzukommen —, so ist diese Erscheinung wohl nicht als pathologisch zu bewerten.

In zylindrischen Zellen, in welchen der Kern basal in einer Ecke liegt und in einem feinen Chromatinnetz mehrere Nucleolen enthält, bildet sich zunächst durch Zusammenfließen von Prosekretkörnchen ein homogener Ballen, um welchen ein schmaler, heller Hof zu beobachten ist. Letzterer ist wohl, da an seiner Grenze das Plasma eine membranartige Struktur aufweist, durch eine Schrumpfung zu erklären, welche durch die Fixierung bedingt ist. Dieser Sekretkugel lagern sich weitere Körnchen unter vollständiger Verschmelzung an, die hauptsächlich aus einer zentralen, ringförmigen Zone entnommen werden. Diese Zone, die also sehr arm an solchen Körnern wird, ist auf beiden Seiten des Sekretballens als heller, nur ein schwaches Gerüstwerk von Körnchen aufweisender Streifen wahrzunehmen. Der Sekretballen nimmt allmählich den ganzen Zellkörper ein, so daß er schließlich sogar den Kern stark zusammenpreßt. Er färbt sich stark mit Eosin und tiefblau mit Azan, gibt aber keine Schleimreaktion. Durch Zerreißen der Zellwand gelangt er in das Lumen der Samenblase und wird von dem flüssigen Sekret umschlossen, in welchem seine Gestalt und Konsistenz erhalten bleibt. Auch bei der Entleerung der Samenblase löst er sich nicht auf. Vielmehr mischt er sich mit den in den Basalkammern liegenden Spermatozoen und scheint bei der Begattung mit diesen ausgestoßen zu werden.

Über die Entstehung ähnlicher Gebilde in der Samenblase der Tetrapoden ist nichts Näheres bekannt. Sogar ihr Vorkommen ist noch

fraglich. Zwar treten nach RIETSCHEL (1930) ähnliche Sekretballen recht häufig in der Samenblase der Maus auf. Da er aber ihre Entstehung nicht näher verfolgen konnte, so muß ein Vergleich noch offen bleiben.

Ob diese derart sezernierenden Zellen nach der Sekretabgabe zugrunde gehen, ist nicht einwandfrei zu entscheiden. Zwar scheint nach Austritt der Sekretkugel zunächst eine Reparation der Zelle durch Verschluß der zerrissenen Zellmembran einzutreten. Sie wird dabei durch die benachbarten Zellen zusammengedrückt, und der Kern rückt während dieser Vorgänge in die Mitte der Zelle. Ob es jedoch wieder in einer solchen Zelle zu erneuter Bildung von Sekretkugeln kommt, ist nicht festzustellen, da solche zunächst sich in Ruhe befindlichen Zellen, wie bereits betont, vollkommen den benachbarten, ein flüssiges Sekret abscheidenden Zellen gleichen.

Dieser Bau des Epithels kommt hauptsächlich dem distalen und mittleren Teil der Samenblase zu, die in diesen Regionen bereits bei frisch abgetöteten Tieren ein milchglasähnliches Aussehen besitzt und während der Brunst stark aufgetrieben ist. Nach der Basis dagegen ist das Organ trüber und, wie man bereits mit bloßem Auge erkennen kann, viel kompakter gebaut. Dieses rührt daher, daß das Epithel durch vorspringende, beträchtlich verstärkte Gewebsbalken stark gefaltet ist. Auch ist dieses Epithel höher und besteht nur aus zylindrischen Zellen, die in geringem Umfange auch sekretorisch tätig sind. Die Sekretbildung geht in der eingangs beschriebenen Weise vor sich. Doch sind in dieser Region niemals Zellen vorhanden, in welchen es zur Bildung von homogenen Sekretkugeln kommt. Ferner scheinen nicht alle Zellen ein Sekret zu erzeugen, da im Vergleich zu dem distalen Abschnitt der Samenblase in den basalen Kammern wenig Sekret vorhanden ist, so daß große Räume übrig bleiben, die mit reifen Spermatozoen gefüllt sind. Diese dringen auch vereinzelt in den mittleren Teil der Samenblase ein, sind jedoch in der mit Sekret gefüllten Endblase nie zu beobachten.

Während die Gesamtausdehnung der basalen Kammern in craniocaudaler Richtung bei den *Bole-*, *Periophthalmus-* und den meisten *Gobius*-Arten sehr kurz ist und noch vor der Vereinigung der beiden Samenleiter liegt, ist bei *Gobius auratus* ein besonderer Endabschnitt vorhanden, der in seinem proximalen Teil als Forsetzung des Vas deferens angesehen werden muß. Dieser Endabschnitt erstreckt sich noch in den Analpfropf und ist auch hinter der Vereinigungsstelle der Vasa deferentia vorhanden. Er geht allmählich unter Vereinigung der einzelnen Kammern in den wegen seines besonderen Epithels noch zu beschreibenden unpaaren Endabschnitt des Samenleiters über.

Bezüglich der Funktion der Samenblase läßt sich nach diesen rein morphologischen Untersuchungen zunächst nur folgendes aussagen. Sie erzeugt ein Sekret, und zwar parallel dem Reifungszustand der Hoden — bei den *Periophthalmus*-Arten, die nicht periodisch brünstig sind, ist das Sekret zu jeder Jahreszeit vorhanden —, das keine Beziehung zu Schleim besitzt. Dieses Sekret vermischt sich, wie es bereits RATHKE (1836) beobachten konnte, teilweise im Samenleiter, hauptsächlich aber im basalen Teil der Samenblase mit den Spermatozoen und wird mit diesen bei der Begattung ausgestoßen. Daß die Spermatozoen zufällig in die Samenblase hineingekommen sein könnten, wie es z. B. beim Menschen und beim Meerschweinchen beobachtet worden ist, ist, aus der Menge der Spermatozoen und aus dem regelmäßigen Vorkommen während der Brunst zu schließen, höchst unwahrscheinlich. Vielmehr scheinen die Verhältnisse bei den *Gobiiformes* ähnlich wie bei einigen Anuren, z. B. *Rana fusca*, zu liegen, bei welchen nach NUSSBAUM (1912) zur Zeit der Copulation die Samenfäden frei in den Lichtungen der Samenblase zu finden sind. Neben den Spermatozoen findet man auch, wie es gleichfalls NUSSBAUM von *Rana fusca* erwähnt, lichtbrechende, aus dem Hoden stammende Kugeln, die sich intensiv rot mit Azan färben, so daß sie deutlich von den aus den Zellen des Samenblasenepithels stammenden Sekretkugeln zu unterscheiden sind.

Um über die Funktion der Samenblase Aufschluß zu erhalten, wurde nach den von REDENZ und BELONOSCHKIN (1929) bei Elasmobranchiern angewandten Versuchsbedingungen vorgegangen.

Dem Hoden wurde aus den verschiedenen Abschnitten kleine Stucke, etwa von der halben Große der Samenblase, entnommen und in 1 ccm Seewasser auf einem hohlgeschliffenen Objekttrager zerzupft. Wahrend der einen Halfte des zahlreiche Spermatozoen enthaltenden Tropfens das Sekret einer halben Samenblase zugesetzt wurde, blieb die andere Halfte ohne Zusatz irgendwelcher Flüssigkeiten. Beurteilt wurde dann nur die Dauer der Bewegung der Spermatozoen, während die Intensitat nicht genauer berücksichtigt werden durfte, da die Spermatozoen nach einiger Zeit lebhafter Bewegung sehr schnell ihre Bewegungsfähigkeit verloren. Wenn auch diese Versuchsbedingungen nur eine Übersicht über die Funktion der Samenblase geben konnten — ausführlichere Untersuchungen waren wegen des kurzen Aufenthaltes an der Adria nicht möglich —, so glaube ich doch, auf diese Versuche hier näher eingehen zu durfen.

Entnimmt man dem Hoden eines geschlechtsreifen Tieres während der Brunstzeit Spermatozoen, so zeigen diese, wenn sie in Seewasser ge-

bracht werden, eine sehr lebhafte Bewegung. Im Gegensatz zu den Beobachtungen an anderen Teleosteern — bei den Salmoniden sollen die Spermatozoen nur ungefähr 1 Minute im Wasser leben —, hält die lebhafte Bewegung der Spermatozoen 30—35 Minuten an. Meistens hört dann die Bewegung ganz plötzlich auf, ohne daß eine allmähliche Verlangsamung zu beobachten ist. Dieses trifft sowohl für die Spermatozoen aus dem cranialen als auch aus dem mittleren und caudalen Abschnitt des Hoden zu.

Dagegen bewegen sich die Spermatozoen, welche sich in den basalen Kammern der Samenblase befinden, unter denselben Versuchsbedingungen mindestens 50—60 Minuten, nachdem sie in Seewasser gebracht sind. Gegen Ende dieser Zeit tritt eine deutlich wahrnehmbare Abnahme der Bewegungsintensität ein, welche etwa nach 5 Minuten zu vollständigem Erlöschen der Bewegung führt. Ähnlich ist es auch an den Spermatozoen zu beobachten, die dem Hoden entnommen und in Seewasser mit dem Sekret der Samenblase vermischt wurden. Auch bei diesen hält die Bewegung 50—60 Minuten an, um dann allmählich zu erlöschen.

Aus diesen Versuchen, welche an fünf geschlechtsreifen Tieren von *Gobius panizzae* ausgeführt wurden — Tiere, welche die Spermatozoen bereits zum größten Teil entleert hatten, wurden nicht berücksichtigt —, geht deutlich hervor, daß das Samenblasensekret die Aufgabe besitzt, den Spermatozoen eine längere Bewegungsfähigkeit zu verleihen. Dieses ist auch aus der Art der Befruchtung der Eier bei den Gobiiden ohne weiteres verständlich. Denn nach Guitel (1895) dauert die Eiablage bei *Gobius* ziemlich lange, und die Spermatozoen werden vom Männchen nur in größeren Intervallen ausgestoßen. Falls die Spermatozoen nach kurzer Zeit nach dem Ausstoßen zugrunde gehen würden, wie bei den anderen Teleosteern, so könnte ein großer Teil der nach der Eiablage sich sogleich anheftenden Eier nicht befruchtet werden. In diesem Falle müßten also in den Gelegen zahlreiche unbefruchtete Eier vorhanden sein. Dieses trifft aber sowohl für *Gobius panizzae* als auch für *G. auratus* nicht zu, da in den Gelegen dieser Art nur sehr vereinzelt abgestorbene Eier zu finden sind.

Dicht hinter dem caudalen Ende der Samenblasen vereinigen sich die Vasa deferentia zu einem unpaaren Gange, welcher besonders durch die Beschaffenheit seines einschichtigen Epithels charakterisiert ist. Das Epithel (Abb. 8. *E.*) setzt sich aus rechteckigen Zellen zusammen, deren Grenzen durch den gegenseitigen Druck häufig unregelmäßig verschoben sind. Der größte Teil der Zellen wird von den rundlichen bis lang-

gestreckten Kernen eingenommen, die zwischen den Zellwänden oft nur Platz für einen schmalen Plasmamantel lassen. Diese Kerne besitzen einen bis mehrere kompakte Nucleolen und ein dichtes Chromatinnetz, das stellenweise durch nucleolare Brocken verstärkt wird. Das Plasma ist homogen und enthält ein dichtes, aus feinen Körnchen zusammengesetztes Netzwerk, welches wohl nicht als Prosekret angesehen werden kann. Denn eine Ansammlung und Verflüssigung dieser Körnchen, ebenso ein Austritt von flüssigem Sekret, ist in diesem unpaaren Endabschnitt niemals zu beobachten. Die Mündung ist auf eine kurze Strecke von einem mehrschichtigen ectodermalen Epithel ausgekleidet, das denselben Bau wie dasjenige der Urogenitalpapille besitzt.

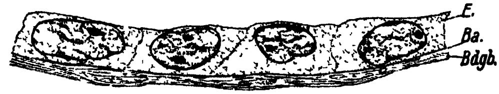


Abb. 8. Epithel des unpaaren Endabschnittes des Samenleiters von *P. chrysospilos* Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 ×, Tblg. 152. Auf ¹/₁ verkl. *Ba.* Basalmembran, *Bdgb.* Bindegewebsschicht, *E.* Samenleiterepithel.

Dieser Bau des Endabschnittes trifft für alle *Periophthalmus*- und auch für den größten Teil der von mir untersuchten *Gobius*-Arten

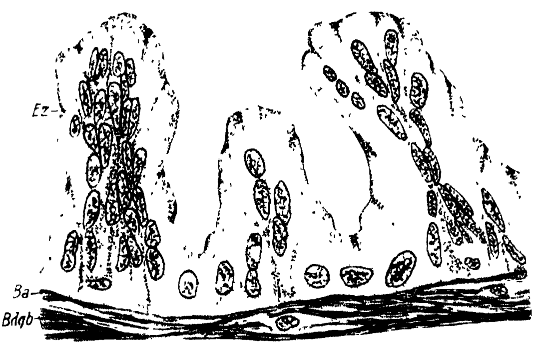


Abb. 9. Epithel des unpaaren Endabschnittes des Samenleiters von *Gobius auratus*. Kik, 20. V. 1929. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10 ×, Tblg. 152. Auf ³/₁ verkl. *Ba.* Basalmembran, *Bdgb.* Bindegewebsschicht, *Ez.* Epithelzotten

zu. Nur *Boleophthalmus boddaerti*, *B. viridis*, *Gobius auratus*, *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* machen hiervon eine Ausnahme. Bei diesen Arten ist nämlich das Epithel des unpaaren Endabschnittes, wahrscheinlich weil die basalen Teile der Samenblase teilweise in das Vas deferens einbezogen sind, stark gefaltet (Abb. 9). Es sind zottenartige Vorwölbungen vorhanden, in welche die das Epithel umgebenden Bindegewebsfasern (*Bdgb.*) und Kapillaren nicht eindringen.

Diese Falten bestehen aus langgestreckten, basalwärts zugespitzten Zellen, welche so ineinandergeschachtelt sind, daß nur die basal gelegenen der Basalmembran (*Ba.*) aufsitzen. Zellgrenzen sind bei ihnen nur in den wenigsten Fällen deutlich zu erkennen. Die Kerne sind von keilförmiger Gestalt und liegen an den basalen Enden der Zellen, so daß in der Mitte der Falten eine Anhäufung von dicht nebeneinander gelagerten Kernen vorhanden ist, die nach außen von einer breiten Plasmazone umgeben sind. Die in der Mitte zwischen zwei Falten liegenden Epithelzellen sind dagegen rechteckig mit runden bis ovalen, in der Mitte der Zellen gelegenen Kernen, welche ein diffuses Chromatin- und Nucleolarnetz besitzen. Das Plasma sämtlicher Epithelzellen des Endabschnittes ist feingekörnt; doch sind auch hier diese Körnchen nicht als Prosekret zu deuten, da ein Austritt derselben in geformter oder flüssiger Gestalt nicht beobachtet werden konnte. An der Mündung des Samenleiters ist, wie bei den anderen *Gobius*-Arten, ein schmaler Bezirk kompakten, ectodermalen Epithels vorhanden, das keine Faltenbildungen aufweist.

Sind also die männlichen Geschlechtsorgane und ihre Ausfuhrgänge, von geringfügigen Unterschieden abgesehen, welche für diese Problemstellung keine Bedeutung besitzen, einheitlich gebaut, so weist dagegen die Urogenitalpapille der *Gobiiformes* bei den Arten der verschiedenen Unterfamilien in ihrem Bau wesentliche Abweichungen auf. Diese sind dadurch bedingt, daß das bei den *Gobius*-Arten als Urogenitalpapille funktionierende Corpus cavernosum bei den *Periophthalmus*-Arten und wahrscheinlich auch bei *Boleophthalmus* zu einem Begattungsorgan, einem Penis spurius im Sinne Hyrtls, umgebildet ist. Aus diesem Grunde soll zunächst die Urogenitalpapille von *Gobius auratus* näher beschrieben werden, um an Hand dieser Darstellung die Veränderungen klarlegen zu können, welche bei diesem Funktionswechsel vor sich gegangen sein müssen.

Bei *Gobius auratus* ist die Urogenitalpapille in der gesamten Ausdehnung ihres freien Teiles im Querschnitt ungefähr oval (Abb. 10), wobei die dorsale Seite mitunter stärker vorgewolbt ist. Sie wird von einer mehrschichtigen Epidermis (*Ep.*) bedeckt, welche infolge des Fehlens der Schuppen im Corium einen kompakteren Bau als diejenige des Rumpfes zeigt. Sie besteht aus kleinen, dicht nebeneinander gelagerten Epidermiszellen, den Deckzellen im Sinne Rauthers (1927), zwischen welchen einzelne Sinnesknospen und Eiweißzellen, letztere besonders auf der dorsalen Seite, liegen. Da die Sinneszellen nicht zahlreicher als auf dem Köper verteilt sind, sie auch im Vergleich zu den-

jenigen der anderen *Gobiiformes* keinen besonderen Bau aufweisen, so kann auf diejenigen von *Periophthalmus chrysospilos* verwiesen werden.

Die dem Corium anliegende Schicht, das Stratum germinativum, ist von den übrigen Zellagen nicht scharf getrennt, wenn sie auch als solche stets zu erkennen ist. Sie setzt sich aus quadratischen bis rechteckigen Zellen zusammen, welche runde bzw. ovale Kerne besitzen, die häufig unregelmäßig gelappt sein können. Die Zellen sind durch den gegenseitigen Druck unregelmäßig zusammengepreßt und besitzen keine deutliche Trennung von Exo- und Endoplasma. Von ihrem feingekörnten Plasma hebt sich die Zellgrenze als membranartige Verdickung nur schwach ab. Die Zellen ragen ungleichmäßig in die inter-

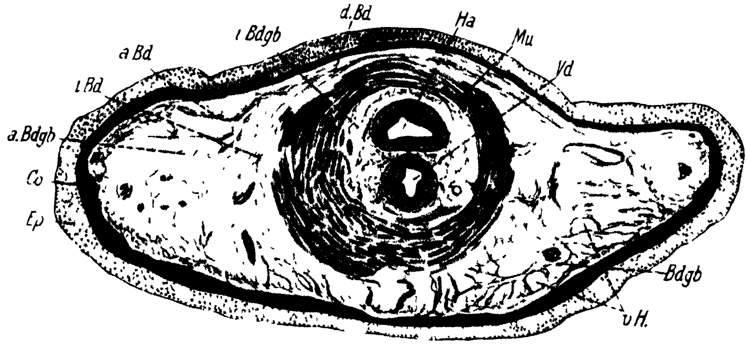


Abb. 10. Querschnitt durch die männliche Urogenitalpapille von *G. auratus*. Kšk, 20. V. 1929. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. LEITZ Obj. 3, ZEISS Komp. Oc. 20×, Tblg 145, Auf 2/3 verkl. *Bdgb* die vom Corium ausgehenden Bindegewebsbalken, *a Bdgb.* äußere Bindegewebszone, *i Bdgb.* innere Bindegewebszone, *Co* Corium, *Ep* Epidermis, *Ha.* Harnleiter, *Mu* Muskelring, *Vd* Samenleiter, *i Bd* und *a Bd* innerer und äußerer Hauptzug des Bindegewebes der äußeren Bindegewebszone, *d Bd* dorsaler Bindegewebszug, *v H.* venöse Hohlräume

mediären Schichten hinein, welche bereits eine deutliche Trennung von alveolärem Endoplasma und einem dichteren Exoplasma erkennen lassen. Doch ist erstere Zone nicht sehr stark entwickelt, was wohl dadurch bedingt wird, daß die Zellen im Vergleich zu denjenigen des Stratum germinativum ihre Form und ihren Umfang nicht in größerem Ausmaße verändern. Ebenso sind die stets nachweisbaren Interzellularräume ziemlich schwach entwickelt.

Die eigentliche Deckschicht ist aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt. Nur sind ihre Kerne chromatinärmer, wodurch sie ein bläschenförmiges Aussehen erhalten. Auch sind die Zellen von außen her ungleichmäßig eingedellt, so daß eine schwach gezackte Oberfläche entsteht, welche durch das Ablösen von degenerierten Zellen stellenweise noch unregelmäßiger wird. Diese Deckschicht wird durch einen schmalen Grenzsaum abgeschlossen, welcher wahrscheinlich nicht wie bei *Bole-*

und *Periophthalmus* von einer feinen Sekretschicht umgeben ist. Da diese auch an anderen als mit Susa fixierten Objekten nicht nachweisbar war, so muß sie bei diesen Arten als fehlend angesehen werden.

Unter der Epidermis liegt das breite, aus straffem Bindegewebe bestehende Corium (*Co.*), welches nur durch die zu den Sinnesknospen ziehenden Nerven unterbrochen wird. Es ist stellenweise dicker als die über ihr liegende Epidermis und ragt mitunter als kleine kegelförmige Papillen in diese hinein. Ähnliche Vorwölbungen sind auch auf der inneren, der Bindegewebszone zugewandten Seite vorhanden. Von ihnen gehen balkenartig straffe Bindegewebsbündel (*Bdgb.*) aus, welche in die lockere Bindegewebszone eindringen, ohne sie vollständig zu durchsetzen. Zwischen diesen Bindegewebsbalken liegen an der Peripherie die Chromatophoren.

Die unter dem Corium befindliche äußere Bindegewebszone (*a.Bdgb.*) besteht aus lockeren Fasern, die zwar teilweise wirr durcheinander liegen, im großen betrachtet jedoch ein einheitliches System darstellen. Auf der dorsalen Seite treten sie aus der schmalen, zwischen Muskelring und Corium liegenden Zone als kompaktes, mit elastischen Fasern gemischtes Bündel (*d.Bd.*) heraus und lösen sich in zwei Hauptzüge auf. Nach der ventralen Seite zieht eine breite, dem Muskelring parallel gerichtete Zone (*i.Bd.*), welche weitläufig nebeneinanderliegende Fasern nach der Mitte zu abgibt. Das andere, dem Corium anliegende Bündel (*a.Bd.*) bleibt hauptsächlich diesem parallel und verankert sich in den Querbalken der straffen Fasern. Jedoch gibt es auch zahlreiche feinere Fasern nach dem mittleren Teil ab. So entsteht an beiden Seiten je eine Randfläche, welche sich durch die wirr durcheinander liegenden Fasern von dem inneren Teile deutlich abhebt. Ähnlich verteilen sich auch die elastischen Fasern. Doch bilden sie nur auf der dorsalen Seite einen zusammenhängenden Komplex. Lateral- und ventralwärts dagegen ist in ihrer Anordnung keine Regelmaßigkeit zu erkennen.

Diese äußere Bindegewebszone wird von kleinen Gefäßen und zahlreichen Kapillaren durchzogen. Daneben liegen noch kleinere venöse Hohlräume (*v.H.*), welche mit den Gefäßen in Verbindung stehen und deren Füllung mit Blut wahrscheinlich eine schwache Versteifung der Urogenitalpapille bedingen kann.

Im caudalen Teil, etwa bis 150 μ cranialwarts, wird der gesamte Raum zwischen dem Harn- und Samenleiter nur von dieser Bindegewebsschicht eingenommen, welche einen deutlich ausgeprägten Ring um die beiden Ausführgänge bildet. Die Stützfasern sind in dieser Region zahlreicher und durchsetzen das Corpus cavernosum in seiner

gesamten Breite. Mitunter ist dieser Abschnitt auch bedeutend stärker durchblutet, und es kann sogar zur Ausbildung eines größeren, mit Blut gefüllten venösen Hohlraumes kommen.

Im mittleren Teil, in einer Zone von 90–120 μ, ist dagegen um den Harn- und Samenleiter, von diesem durch eine schmälere Bindegewebszone getrennt, ein breiter Ringmuskel entwickelt, welcher sich aus glatten Muskelfasern zusammensetzt. Die Muskelzüge liegen dicht nebeneinander und sind nur durch feine Bindegewebslagen getrennt, in welchen auch die Gefäße verlaufen.

Die zwischen Muskelring und den Ausführgängen liegende innere Bindegewebszone (*i.Bdgb.*) besteht nur aus lockeren Fasern, die zu dikkeren Bündeln zusammengelagert sein können. Elastische Fasern sind in ihnen, wenn man von der Wandung der Blutgefäße absieht, nicht einwandfrei nachweisbar.

Die Ringmuskelschicht (*Mu.*) ist, wie bereits betont, nur in der mittleren Region vorhanden. Cranialwärts, nach dem Übergang des Corpus cavernosum in den Analpfropf, wird dieser Ring allmählich schmaler und ist zuletzt nur noch auf der dorsalen Seite nachweisbar. Er geht hier in ein anderes Muskelsystem über, das am stärksten in dem Bereich zwischen Corium und Vas deferens entwickelt ist – auch hier nur als schmales Bündel –, und welches nach beiden Seiten strahlenartig einzelne Bündel aussendet, die im Bindegewebe ventralwärts abbiegen. Diese einzelnen Fasern treten jedoch nicht an die gegenüberliegende Coriumlamelle heran, sondern enden ungefähr in der Mitte des Bindegewebskomplexes. An diesem schmalen Muskelkomplex ist ferner auffallend, daß er aus quergestreiften Fasern besteht. Doch steht er nicht mit einem größeren Muskel des Rumpfes in Verbindung, sondern liegt für sich isoliert im caudalen Teil des Analpfropfes. Im cranialen Abschnitt ist er dagegen nicht nachzuweisen. Da er mit dem Samenleiter in keiner Weise in Beziehung steht, so scheint er nur für den Harnleiter von Bedeutung zu sein, indem er durch einseitigen Druck auf ihn zu seinem Verschluß beitragen kann. Für die Urogenitalpapille ist er insofern von Wichtigkeit, als dieselbe bei maximaler Füllung der kleinen Lakunen nicht deformiert werden kann, wodurch ein Verschluß des Samenleiters verhütet wird.

Auffallend ist ferner, daß in der Region dieses Muskels die Blutgefäße zahlreicher als in den übrigen Teilen der Urogenitalpapille sind. Dasselbe trifft auch für die cavernösen Hohlräume zu, welche hier einen beträchtlichen Umfang entwickelt haben.

Der im mittleren Teil der Urogenitalpapille gelegene glatte Ringmuskel tritt wohl hauptsächlich nur bei der Harn- bzw. Samenentleerung in Tätigkeit, indem er auf den Harn- und Samenleiter eine peristaltische Wirkung ausübt. Wegen seines geringen Umfanges trägt er aber auch zur ruckweisen Entleerung der Samenflüssigkeit bei.

Die Urogenitalpapille der anderen untersuchten *Gobius*-Arten weist fast denselben Bau auf. Nur der in der Mitte gelegene glatte Ringmuskel ist etwas schmäler und auf der ventralen Seite an der dem Samenleiter anliegenden Stelle nicht mehr so kompakt. Er löst sich an dieser Stelle häufig in einzelne Züge auf, welche durch breitere, mit Bindegewebe gefüllte Räume getrennt sind. Diese ragen mit ihren Enden schräg in die äußere Bindegewebslage hinein.

Einen ähnlichen, jedoch in manchen Zügen abweichenden Bau zeigt auch die an ihrem Ende in kurze Fransen auslaufende Urogenitalpapille von *Eleotris butis*, die auf der dorsalen Seite stark vorgewölbt ist. Die Mündung des Harnleiters liegt an der Spitze, während sich diejenige des Samenleiters am Ende der ventralen Seite befindet und von ersterem vollständig getrennt ist.

Die Epidermis bildet auf der ventralen und dorsalen Seite eine regelmäßige Schicht. An den Seiten ist sie aber durch weit vorspringende Papillen in unregelmäßige Falten gelegt, deren basaler Teil nur aus wenigen Zellagen besteht, während die Epidermis der Faltenkämme oft um das Doppelte, mitunter sogar noch stärker verdickt ist. Auch besitzen die proximalen Zellagen in diesen seitlichen Regionen eine größere Zone von alveolärem Endoplasma, so daß sie den äußeren Lagen der Epidermis des Rumpfes sehr ähnlich sind. Dagegen weisen die Schichten der ventralen und dorsalen Seite den bei *Gobius auratus* beschriebenen Bau auf. Nur fehlen zwischen ihnen die Eiweißzellen. Doch haben die Sinnesknospen an Zahl in geringem Umfange zugenommen. Ebenso ist um die äußere Schicht eine schmale Sekretlage vorhanden, welche nur bei Färbung mit Azan durch ihren blauen Farbton deutlich zu erkennen ist. Das Corium ist am stärksten ventral entwickelt. Lateralwärts nimmt es an Umfang ab und ist auf der dorsalen Seite nur als schmale Lamelle vorhanden, welche höchstens die Hälfte der Dicke des ventral gelegenen besitzt. Von der ventralen Seite gehen zahlreiche Querbalken aus straffem Bindegewebe in die äußere Bindegewebszone. Sie durchsetzen diese, indem sie proximalwärts schmäler werden, und sind mit ihren Enden in den breiten Bindegewebszügen verankert, welche die Muskulatur durchsetzen. Zwischen ihnen liegen die Chromatophoren, die Fortsätze in das Corium senden. Die äußere Bindegewebslage ist im

Bereich des Ringmuskels nur als eine Schicht vorhanden, welche an ihren breitesten Stellen, an den Seiten, höchstens halb so breit wie der Ringmuskel ist. Auf der dorsalen Seite tritt sie als schmale, hauptsächlich aus elastischen Fasern bestehende Schicht auf, welche einen geringeren Umfang besitzt als das ventral gelegene Corium. Sie verbreitert sich stark nach den Seiten und bildet mehrere Vorwölbungen, wodurch die Epidermis in Falten gelegt wird. Ventralwärts wird diese Zone wieder schmäler und ist hier gleichmäßig entwickelt.

Diese äußere Bindegewebszone ist bedeutend stärker durchblutet als diejenige bei *Gobius auratus*. Während die größeren Gefäße im ventralen Teil unregelmäßig über die gesamte Bindegewebszone verstreut sind, konzentrieren sie sich an den Seiten hauptsächlich in den Vorwölbungen. Nach innen zu liegen größere lymphatische Hohlräume, welche wohl beim Ausstoßen der Spermatozoen mit Blut gefüllt werden, so daß eine Erection der Urogenitalpapille eintritt. Im caudalen Abschnitt, in welchem die Ringmuskulatur fehlt, liegen die großen Gefäße an der Peripherie. Im inneren Teil befinden sich kleinere Gefaße und zahlreiche Kapillaren, zwischen welchen lymphatische Hohlräume auftreten, die zu breiten Höhlen verschmolzen sein können.

Diese lymphatischen Räume fehlen fast gänzlich im cranialen Teile, der nur einzelne dorsal über dem Harnleiter gelegene Muskelzüge besitzt. Die Durchblutung dieser Region ist geringer, da die Hauptgefäße, welche mehr nach der Mitte zu liegen, sich hier nur sehr wenig verzweigen.

Die sehr breite Muskelschicht des mittleren Teiles wird von breiten Bindegewebszügen durchsetzt, in welcher nur kleine Gefäße verlaufen. Lymphatische Hohlräume fehlen in dieser Zone gänzlich.

Die innerhalb des Muskelrings liegende innere Bindegewebszone umgibt, für sich getrennt, ringartig den Harn- und den Samenleiter. In letzterem springt sie typhlosolisartig vor; doch ist in dieser Vorstülpung kein größeres Blutgefäß vorhanden. Die beiden Bindegewebsringe berühren sich ungefähr in der Mitte des Raumes zwischen Harn- und Samenleiter und laufen von hier nach den beiden nicht von ihnen ausgefüllten Seitenteilen strahlenartig aus. An dieser Stelle liegen kleinere Gefäße, welche auch auf der Innenseite des Muskelringes um den Bindegewebsring des Harnleiters vorhanden sind. In dem Bindegewebsring des Samenleiters fehlen sie fast vollständig; sie werden hier zum größten Teil von Kapillaren abgelöst.

Bei den *Periophthalmus*-Arten, wahrscheinlich aber auch bei *Boleophthalmus*, ist die Urogenitalpapille zu einem Begattungsorgan umgewandelt, was auch in ihrem feineren Bau deutlich zu erkennen ist. Sie

ist langgestreckt und an der Spitze nicht ausgefranst. Im Querschnitt ist sie dreieckig, häufig etwas abgeflacht und besitzt stark abgerundete Ecken.

In ihrem feineren Bau sind ebenso wie bei *Gobius auratus* folgende Zonen zu unterscheiden (Taf. 1, Abb. 1): die Epidermis (*Ep.*) und die Coriumlage (*Co.*), die breite, zu einem Schwellkörper umgewandelte Bindegewebszone (*a.Bdgb.*), die schmale Muscularis (*Mu.*), welche um die innere Bindegewebszone (*i.Bdg.*) liegt und zusammen mit ihr den Harn- und Samenleiter ringartig umgibt.

Die Haut des Corpus cavernosum (Abb. 11) ist wie diejenige der anderen *Gobiiformes* schuppenlos und zeigt denselben kompakten Bau.

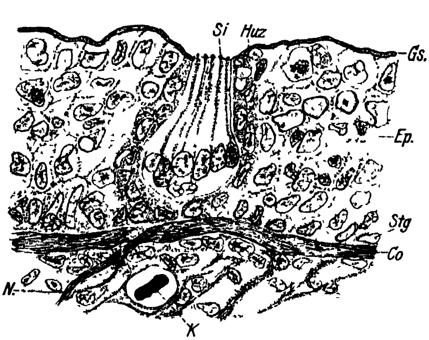


Abb. 11. Querschnitt durch die Haut der Urogenitalpapille von *P. chrysospilos*. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10×, Tblg. 152. Auf 3/4 verkl. *Co.* Corium, *Ep.* Epidermis, *Gs.* Grenzsaum der Epidermis, *K.* Kapillare, *N.* der zu der Sinnesknospe (*Si.*) führende Nerv, *Stg.* Stratum germinativum.

Die Epidermis (*Ep.*) besteht nur aus Deckzellen, zwischen welchen zahlreiche Sinnesknospen (*Si.*) liegen. Schleim- und Eiweißzellen, wie sie auf der Bauchseite vorkommen, fehlen gänzlich. Das Stratum germinativum (*Stg.*) und die intermediären Schichten zeigen denselben Bau wie bei *Gobius auratus*. Die eigentliche Deckschicht zeichnet sich durch chromatinarme bläschenförmige Kerne aus. Ferner besitzt sie einen verdickten Grenzsaum (*Gs.*), welchem auf der äußeren Seite eine feine, aus Sekret bestehende Schicht aufliegt. Diese ist nur deutlich nach Färbung mit Azan zu erkennen, da sie sich mit Anilinblau schwach färbt.

Die Sinnesknospen (*Si.*) sind in der Epidermis der Urogenitalpapille im Vergleich zu derjenigen des Rumpfes sehr zahlreich. Auf einen Querschnitt von 8 μ Dicke kommen etwa zehn bis zwölf im caudalen und vier bis sechs im mittleren Abschnitt. An der Basis sind sie nur spärlich vorhanden. Ihre Zahl ist in dieser Region derjenigen des Rumpfes durchschnittlich gleich. Ebenso sind sie auf der ventralen Fläche des Corpus cavernosum zahlreicher als an den Seiten. Diese Sinnesknospen durchsetzen die Epidermis in ihrer gesamten Breite. Sie sind von der breiten Coriumlamelle nur durch die Schicht der Hüllzellen (*Hüz.*) getrennt, welche mantelartig die Sinnesknospe umgeben, und welche sich durch das grob und dicht gekörnte Plasma auszeichnen. Der eigentliche Sin-

nesapparat besteht aus Sinneszellen, welche mit kurzen, knopfartigen Stäbchen an der Oberfläche enden. An ihren basalen Teil treten die Nervenfasern heran, welche von dem an der unteren Basis eintretenden Nerv (*N.*) ausgehen und jede Sinneszelle umgreifen. Doch konnte wegen der Kleinheit der Zellen nicht festgestellt werden, ob die Nervenfasern nur an die Zellwände herantreten oder in die Zelle selbst eindringen. Die anderen zwischen den Sinneszellen liegenden Elemente der Sinnesknospen, die Stützzellen, zeichnen sich durch viellappige chromatinreiche und kleine Kerne aus und sind in Abb. 11 nur im basalen Teil deutlich zu erkennen.

Über die Funktion dieser Sinnesorgane kann nur soviel ausgesagt werden, daß sie bei der Begattung als Reizrezeptoren in Tätigkeit treten. Da sie auch beim weiblichen Geschlecht, wenn auch nicht in so großer Zahl, vorhanden sind, können sie vielleicht auch beim Liebesspiel, wie es bei *Boleophthalmus boddaerti* von Harms (1929) geschildert wurde, eine reizrezipierende Funktion ausüben.

Die der Epidermis anliegende Coriumschicht (*Co.*) ist kompakt und ziemlich schmal. Sie schiebt sich in flachen, teilweise stark gezackten Vorwölbungen in die Epidermis und wird nur durch die zu den Sinnesknospen ziehenden Nerven unterbrochen. Kapillaren treten nur in den inneren Teil ein, indem sie die Bindegewebsfasern so auseinanderdrängen, daß das Corium in kleine Bündel aufgespalten wird.

Von dem Corium ragen straffe Bindegewebsfalten in die äußere Bindegewebszone (Taf. 1, Abb. 1, *a.Bdgb.*) und stellen für diese ein Stützsystem dar, da sie senkrecht zur Längsachse stehen. Doch erstrecken sich die Balken nie bis an die Ringmuskelschicht, sondern verlieren sich, indem sie spitz auslaufen, in dem Bindegewebe.

Diese äußere Bindegewebszone stellt nun im Gegensatz zu derjenigen der Urogenitalpapille der *Gobius*-Arten ein charakteristisches Schwellgewebe dar. Es setzt sich teilweise aus lockeren Bindegewebsfasern zusammen, welche besonders im dorsalen Teil in zusammenhängenden Zügen angeordnet sind. Zwischen diesen Bindegewebszügen liegen hauptsächlich in den ventralen Seiten zahlreiche glatte Muskelfasern, die auch im dorsalen Teil, wenn auch nicht in so großer Zahl, anzutreffen sind. Während diese Muskelfasern dorsal mehr in Querrichtung angeordnet sind, wird ventral die Längsrichtung bevorzugt. Doch bilden sie kein zusammenhängendes System, sondern sind, abgesehen von diesen beiden bevorzugten Richtungen und der Anhäufung in den ventralen Seiten, über den ganzen Bereich der äußeren Bindegewebszone verstreut. Neben den lockeren Bindegewebsfasern und den glatten Muskelzellen ist ferner

ein System elastischer Fasern vorhanden, wie es aus Abb. 12, einem Querschnitt durch das Corpus cavernosum von *Periophthalmus chrysospilos* zu ersehen ist. Auf der dorsalen Seite, zwischen dem Muskelring und dem Corium, liegen im Bindegewebe ein bis vier dicke Züge elastischer Fasern, welche mitunter netzförmig in Verbindung stehen. Diese Züge gehen zunächst als Bündel divergent nach den Seiten und ventralwärts, wobei ein Bündel in der Nähe des Corium und ein anderes dicht am Muskelring bleibt. Das dem Muskelring anliegende Bündel umgibt ihn etwa bis zur Mitte der ventralen Seite, lockert sich jedoch bereits seitlich in dickere und dünnere Bündel auf, die mit feinen Fasern ven-

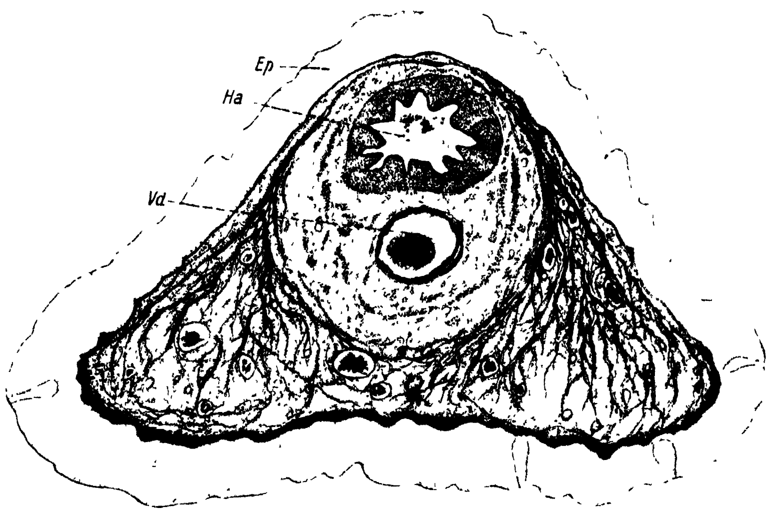


Abb. 12. System der elastischen Fasern auf einem Querschnitt durch die männliche Urogenitalpapille von *P. chrysospilos*. Susa, Resorcinfuchsin nach WEIGERT. Vergr. ZEISS Obj. D, Komp. Oc. 7, , Tblg. 152. Auf $^{3}/_{4}$ verkl. *Ep.* Epidermis, *Ha.* Harnleiter, *Vd.* Samenleiter

tralwärts gehen und stellenweise dicht unter dem Corium enden. Die in der Mitte und ventral gelegenen, von den Enden der die Muscularis umgebenden Fasern stammend, verflechten sich untereinander und bilden so ein unregelmäßiges, nicht vollständig geschlossenes Maschenwerk. Dieses System elastischer Fasern wird nur an der Spitze des Corpus cavernosum netzartig verwirrt, da hier die dorsalen Hauptstränge fehlen und nur dünne Fasern in die Spitze hineinziehen. Caudalwärts ist es noch bis in den Analpfropf hinein zu verfolgen. Doch werden die Hauptstränge immer dünner und hören schließlich vollständig auf, so daß nur noch dünne, unregelmäßig angeordnete Fasern zu beobachten sind.

Der eigentliche Charakter als Schwellgewebe wird hauptsächlich durch die venösen Hohlräume gebildet, welche im Querschnitt nicht

so deutlich zu erkennen sind wie im Längsschnitt (Abb. 13). Sie stehen alle miteinander in Verbindung, so daß in der äußeren Bindegewebszone ein engmaschiges Lakunensystem liegt. Es ist am stärksten an den Seiten entwickelt, von welchen sich noch kürzere Ausläufer in die Bauchhaut erstrecken. Dorsal und ventral dagegen befinden sich nur kleinere verbindende Kanäle.

Diese venösen Lakunen sind mit einem schmalen Pflasterepithel ausgekleidet, das nicht immer sicher nachweisbar ist. Ferner enthalten ihre Wände stets elastische Fasern.

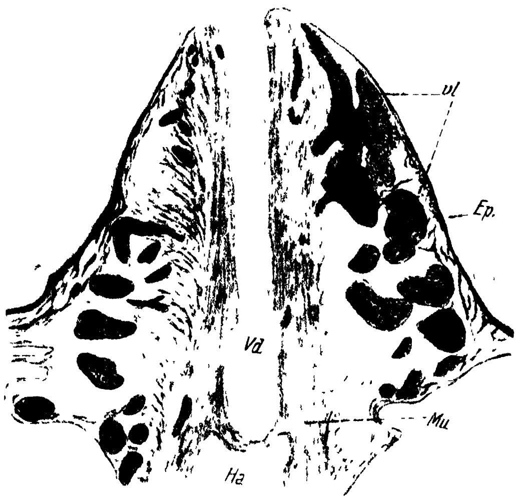


Abb. 13. Längsschnitt durch die erigierte männliche Urogenitalpapille von *Boleophthalmus viridis*. Susa. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. LEITZ Obj. 3, ZEISS Komp. Oc. 10, Tblg. 152. Auf 2/3 verkl. *Ep.* Epidermis, *Ha.* Harnleiter, *Mu.* Muskelschicht, *Vd.* Samenleiter, *vl.* mit Blut gefüllte venöse Lakunen.

Die Blutversorgung dieses Lakunensystems geschieht durch einen dorsalen Ast der Arteria renalis. Eine Beteiligung der Arteria caudalis findet nicht statt, was wohl dadurch bedingt ist, daß die Niere mit ihrem Ende direkt an den Analpfropf tritt. Ebenso stehen die Hauptgefäße der Bauchseite nicht mit dem Lakunensystem in Verbindung.

Die Blutzufuhr und -abfuhr in das Corpus cavernosum geht in folgender Weise vor sich. Am caudalen Ende der Niere tritt ein dorsal gelegener Ast der Arteria renalis an den Analpfropf heran, in welchen er sogar mitunter etwas eindringt. Dieser Ast teilt sich unter plötzlicher Verschmälerung in mehrere Kapillaren, welche nun zu beiden Seiten des Harnleiters dahinziehen. Ein Teil von ihnen verteilt sich zwischen den Bindegewebsstücken des Analpfropfes, der andere Teil, welcher nur

wenige Kapillaren umfaßt, tritt in das Corpus cavernosum und ergießt sich in die venösen Hohlräume. Das Blut verteilt sich in denselben und tritt dann wieder am cranialen Ende mittels Kapillaren auf jeder Seite in die in den Analpfropf eingetretenen beiden Äste der Vena renalis. Diese verschmelzen am caudalen Nierenende und ziehen von hier aus unter Aufnahme weiterer von der Niere stammender Nebenäste unter beträchtlicher Volumenzunahme zunächst cranialwärts durch die Niere.

Durch maximale Füllung der Lakunen, wie sie in Abb. 13 dargestellt ist, kommt es zu einer Erection des Corpus cavernosum, wobei dieses schräg zur Bauchdecke gestellt wird. Dabei gleichen sich die vorher beschriebenen Falten des Corium etwas aus; doch nimmt das Corpus cavernosum nur wenig an Umfang zu.

Der äußeren Bindegewebszone folgt nach innen die schmale Ringmuskelschicht (Taf. 1, Abb. 1, *Mu.*), welche aus glatten Fasern besteht. Sie setzt sich aus mehreren, durch schmale Bindegewebszonen getrennten Muskeln zusammen und erstreckt sich vom Analpfropf bis kurz vor die Mündung des Harn- und Samenleiters. In dem mittleren Teil ist sie nicht, wie bei *Gobius auratus*, besonders stark entwickelt, sondern sie behält in ihrem gesamten Verlaufe denselben Umfang bei.

In den intermuskulären Bindegewebsbündeln liegen nur kleine Gefäße und Kapillaren. Venöse Lakunen fehlen in ihnen vollständig. Die elastischen Fasern, welche in geringer Zahl zwischen den Bindegewebsbündeln liegen, gehören zu dem Fasersystem der äußeren Bindegewebszone.

Die innere Bindegewebszone (Taf. 1, Abb. 1, *i.Bdgb.*) legt sich ringartig um den Harn- und Samenleiter und sendet auch einzelne Fasern in die zwischen beiden gelegene Region, in welcher stellenweise glatte, in Langsrichtung angeordnete Muskelfasern vorherrschen. Auch sind sie besonders zwischen den Bindegewebsfasern um den Harnleiter zu finden. Elastische Fasern sind nur in der Wandung der Gefäße vorhanden. Größere venöse Lakunen fehlen in dieser Zone.

4. Der histologische Bau der weiblichen Geschlechtsorgane.

Im Gegensatz zu den mannlichen Geschlechtsorganen zeigen die weiblichen einen einfachen Bau, der im Vergleich zu denjenigen der anderen Teleosteer, soweit hierüber Angaben vorliegen, keine wesentlichen Unterschiede aufweist, wenn man von der besonderen Ausbildung der Urogenitalpapille absieht.

Die Ovarien sind, wie die Hoden, von Peritonealepithel überzogen, das jedes Ovar für sich an dem Rande der Niere befestigt. Am caudalen

Ende, an welchem die beiden Ovarien verschmelzen, wird auch das Mesovarium unpaar. Unter dem Peritonealepithel liegt eine schmale bzw. breitere Zone von Bindegewebe —ihre Dicke ist abhängig von der Füllung des Ovars mit laichreifen Eiern —, in welcher glatte Muskelfasern auftreten. Doch bilden sie nie eine einheitliche Ringmuskulatur, sondern sind ohne scharfe Trennung in einer Ring- und Längslage angeordnet. Von dieser Bindegewebswand, die auf der Innenseite mit einem endothelartigen Epithel ausgekleidet ist, gehen die ähnlich gebauten Ovarialsepten ab.

Die Wand des Ovars der *Gobiiformes* ist also im Vergleich zu derjenigen anderer Teleosteer recht einfach gebaut. So ist bei einem blinden, viviparen Höhlenfisch, *Lucifuga* spec. nach LANE (1903/1904) unter dem Peritonealepithel eine dicke Längsmuskel- und eine noch stärkere Ringmuskelschicht vorhanden, welcher auf der Innenseite eine mit zahlreichen Kapillaren versehene Epithelschicht anliegt. Der Entwicklung der Eizellen bzw. der Embryonen entsprechend, sind diese Schichten verschieden stark ausgebildet. Für die Ovarialwand von *Cymatogaster* gibt EIGENMANN (1892) sogar fünf Lagen an. Auf die dünne Peritonealschicht folgt eine Längs- und eine Ringmuskelschicht, welche von der inneren das Ovar auskleidenden Epithelschicht durch eine sehr dünne Lage flacher Zellen mit stark färbbaren Kernen getrennt wird.

Nach dem caudalen Ende zu, im unpaaren, bereits als Eileiter zu bezeichnenden Abschnitt, wird die Muscularis kompakter und stärker; die einzelnen Muskelzüge bleiben aber auch in dieser Region durch deutliche Bindegewebslamellen getrennt. Ebenso erreicht sie niemals den Umfang und den kompakten Bau, wie sie z. B. bei *Tripterygium nasus* zu beobachten sind. Auf der Innenseite tritt ferner die aus lockeren Fasern bestehende Bindegewebszone deutlicher hervor. Sie wird caudalwärts immer stärker und erreicht ihren größten Umfang im unpaaren Abschnitt, und zwar im cranialen Teil des Analpfropfes. Hier stellt sie eine breite, stark gefaltete Schicht dar, die von der Muscularis durch eine schmale Lage konzentrisch angeordneter straffer Fasern getrennt wird. Die Bindegewebsfasern bilden ein netzartiges Flechtwerk, in welchem vereinzelt kleine Gefäße und zahlreiche Kapillaren verlaufen. Es weist denselben Bau auf wie die innere Bindegewebszone des cranialen Eileiterabschnittes bei *Tripterygium nasus*. Das diese Bindegewebsschicht nach innen zu begrenzende Epithel ist pflasterartig, stellenweise sogar, besonders am Grunde der Falten, kubisch. In der Urogenitalpapille wird die Bindegewebszone etwas schmäler. Hier setzt sich das Epithel aus kubischen bis zylinderförmigen Zellen zusammen, die

einen großen runden bis ovalen Kern aufweisen. Dieser enthält ein diffuses Chromatinnetz, welches durch Einlagerung von Nucleolarballen verstärkt wird. Ein großer kompakter Nucleolus findet sich nur in wenigen Zellen vor.

Im caudalen Abschnitt der Urogenitalpapille konzentriert sich die Bindegewebszone hauptsächlich an den Seiten des Eileiters, an welchem sie als wulstartige Verdickungen liegen. Dorsal und ventral sind nur schmale Streifen straffen Bindegewebes vorhanden. Die schlitzförmige Mündung des Eileiters wird von der mehrschichtigen Epidermis ausgekleidet, die sich hauptsächlich aus Deckzellen zusammensetzt. Zwischen ihnen liegen vereinzelt einzellige Drüsen, welche große Ähnlichkeit mit den epidermalen Eiweißzellen zeigen und wahrscheinlich mit ihnen identisch sind.

Die Weibchen der *Gobiiformes*-Arten besitzen als äußeres Geschlechtsmerkmal eine Urogenitalpapille, die sich, wie es bereits mit bloßem Auge zu erkennen ist, von derjenigen des Männchens durch die breitere, am Ende abgerundete und etwas kürzere Form unterscheidet. Jedoch weist sie entsprechend ihrer funktionellen Tätigkeit als Laichröhre bei den *Gobius*-Arten und als Laichröhre und Begattungsorgan bei den *Bole*- und *Periophthalmus*-Arten einen wesentlich abweichenden inneren Bau auf.

Bei den *Gobius*-Arten — als typischer Vertreter soll wieder *G. auratus* herangezogen werden — liegt unter der Epidermis eine breite Coriumschicht, auf die eine Muskelzone folgt, welche bis an die den Harn- und Eileiter umhüllende Bindegewebsschicht heranreicht. Es fehlt also bei den *Gobius*-Weibchen die bei den männlichen Tieren zwischen Corium und dem Muskelring mächtig entwickelte äußere Bindegewebszone.

Die Epidermis besitzt denselben Bau wie diejenige der männlichen Urogenitalpapille. Sie besteht hauptsächlich aus Deckzellen, in der sich einzelne Eiweißzellen und sehr wenige Sinnesknospen vorfinden. In sie schiebt sich, besonders auf der ventralen Seite, papillenartig das Corium hinein, während es dorsal nur leicht wellenförmige Ausbuchtungen zeigt. Nach innen zu lockern sich einzelne straffe Bindegewebsfasern des Coriums auf und umschließen kleine schmale, venöse Hohlräume, die sich wahrscheinlich bei der Eiablage mit Blut füllen und so zur Versteifung der Urogenitalpapille beitragen. Diese venösen Hohlräume bilden keine einheitliche Schicht, sondern werden durch die an das Corium herantretenden Muskelzüge unterbrochen. Ferner schieben sich auch die von dem Corium balkenartig abgehenden Bindegewebszüge in die zwischen ihnen gelegenen Lücken.

Der größte Teil der Urogenitalpapille wird von der glatten Muskulatur eingenommen. Bereits im mittleren Teil des Analpfropfes treten diese Muskeln auf, die zunächst nur ventral vom Eileiter liegen und in den Bindegewebszügen des Analpfropfes befestigt sind. Die einzelnen Muskelzüge lagern sich halbkreisartig um den Eileiter und senden, weiter caudalwärts, bereits einige Züge nach dorsal, welche den Harn- und Samenleiter von der Seite umfassen. An der Stelle, an welcher sich ein breiterer Bindegewebszug ringartig um den sich in die Urogenitalpapille fortsetzenden Teil legt und so denselben von dem dorsalen im Rumpfe verbleibenden Teil des Analpfropfes trennt, schließt sich dieses Muskelsystem auch auf der dorsalen Seite, so daß zunächst ein einheitlicher Ringmuskel vorhanden ist. Doch treten hier in seinem ventralen Teil bereits zahlreiche Längszüge auf. In dem caudalen, freien Abschnitte der Urogenitalpapille wird die ventrale Lage ziemlich schmal. Dagegen nimmt die dorsale Lage beträchtlich an Umfang zu und füllt die obere Hälfte vollständig aus. Nur die mittleren Züge, die stark von Bindegewebe durchsetzt sind, legen sich ringförmig um die Ausführgänge. Die dorsalen Partien dagegen sind nur an beiden Seiten der Urogenitalpapille dicht unter dem Corium befestigt.

Im caudalen Abschnitt, an der Mündung des Eileiters, hört die ventrale Muskellage vollständig auf. In dieser Region ist nur der dorsale Teil vorhanden, der mit den beiden Seiten der Urogenitalpapille verbunden ist. Er tritt an der Spitze auch an das Corium heran.

Auf diesen Muskelring folgt die den Ei- und Harnleiter umgebende Bindegewebszone, welche sich hauptsächlich aus elastischen Fasern zusammensetzt. Nur eine schmale, dem Harn- und Eileiter anliegende Zone besteht aus straffen Bindegewebsfasern, welche um den Harnleiter, um den keine elastischen Fasern liegen, als breiter Ring ziehen und mit dem zwischen den Muskelzügen sich befindlichen Bindegewebe in Verbindung stehen. Die gesamte Bindegewebszone ist von zahlreichen Kapillaren durchzogen, an deren Stelle in dem der Muskulatur anliegenden Teile kleinere venöse Hohlräume treten.

Weist nun die Urogenitalpapille der *Bole-* und *Periophthalmus*-Arten im Prinzip denselben Bau auf, so sind doch infolge ihrer Tätigkeit als Legeröhre und Begattungsorgan einige geringe, aber wesentliche Veränderungen eingetreten (Abb. 14 und Taf. 1, Abb. 2). Die Epidermis (*Ep.*) zeigt im Vergleich zu derjenigen der männlichen Tiere keine Abweichungen. Eiweiß- und Schleimzellen fehlen in ihr gänzlich. Doch sind zahlreiche Sinnesknospen vorhanden, welche ebenso wie bei den Männchen gebaut sind. Ihre Zahl im caudalen Abschnitt ist jedoch geringer

als bei diesen, während sie an der Basis, besonders aber im mittleren Teil der ventralen Seite sehr dicht nebeneinanderliegen. Das Corium (*Co.*) ist ziemlich schmal. Es ragt besonders dorsal papillenartig in die Haut hinein und sendet nach innen ein balkenartiges Netzwerk von straffen Bindegewebsfasern, welche ventral in der aus lockeren und elastischen Fasern bestehenden äußeren Bindegewebszone und dorsal in dem zwischen den Muskelzügen liegenden Bindegewebe verankert sind.

Während dorsal eine sehr schmale, hauptsächlich von venösen Hohlräumen eingenommene Bindegewebszone auf das Corium folgt, verbreitert sie sich nach den Seiten, um ventral wieder etwas schmäler zu werden. Es ist so auch in der weiblichen Urogenitalpapille eine äußere Bindegewebszone vorhanden, die sich hauptsächlich aus elastischen

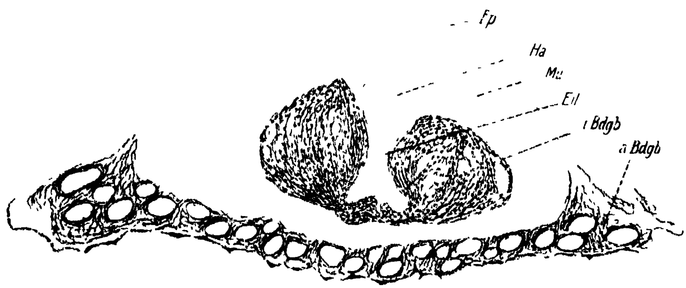


Abb. 14. Querschnitt durch die Urogenitalpapille eines Weibchens von *P. chrysospilos*. Susa. Orcein. Vergr. LEITZ Obj. 3, ZEISS Komp Oc. 7×, Tblg. 152. Auf 1/2 verkl. *a Bdgb.* und *i Bdgb*, äußere und innere Bindegewebszone, *El.* Eileiter, *Ep* Epidermis, *Ha* Harnleiter, *Mu* Muskulatur. Die elastischen Fasern treten als schwarz gefärbte Bündel hervor.

Fasern (Abb. 14, *a.Bdgb.*) und größeren venösen Lakunen zusammensetzt. Lockere Bindegewebsfasern sind in dieser Region nur spärlich vorhanden. Die venösen Lakunen sind größer als in der Urogenitalpapille des Männchens. Besonders an den Seiten bilden sie große Hohlräume, die durch kleinere Gänge in Verbindung stehen und in derselben Weise wie bei den Männchen mit Blut gefüllt werden.

Das System elastischer Fasern ist in der äußeren Bindegewebszone nur auf der ventralen Seite gut entwickelt (Abb. 14, *a.Bdgb.*). An den Seiten wird es dorsalwärts schmäler und ist unterhalb der Höhe des Harnleiters nicht mehr nachweisbar.

Unter der äußeren Bindegewebszone liegt die Ringmuskelschicht (Taf. 1, Abb. 2, *Mu.*), die nicht so umfangreich wie diejenige in der Urogenitalpapille der untersuchten *Gobius*-Arten ist. Sie setzt sich aus glatten Muskelzügen zusammen, welche dorsal sehr stark ausgebildet

sind. An den Seiten nehmen sie an Umfang ab und bilden ventralwärts nur einen schmalen, stellenweise von breiteren Bindegewebszügen durchsetzten Streifen. Caudalwärts wird diese Muskelschicht allmählich schmäler. Sie hört kurz vor der Mündung des Eileiters auf und wird an dieser Stelle gänzlich durch Bindegewebe ersetzt. In dieser Region ist nur dorsal ein schmaler Muskelstreifen vorhanden (Taf. 1, Abb. 3, *Mu.*), welcher mit seinen Seiten den Harnleiter und die Mündung des Eileiters bogenartig umfaßt. Diese Muskellage erreicht fast das Corium in der Spitze der Urogenitalpapille.

Innerhalb des Muskelringes befindet sich der innere Bindegewebskomplex (Taf. 1, Abb. 2, *i.Bdgb.*), der sich aus den beiden, an den Seiten des Eileiters liegenden wulstartigen Verdickungen, welche dorsal und ventral durch eine schmale Brücke in Verbindung stehen, und den um den Harnleiter liegenden Komplex zusammensetzt. Letzterer enthält zahlreiche feine Muskelfasern, die nur nach Färbung mit Azan deutlich hervortreten. Sie gehen nach beiden Seiten unter Verschmälerung bis in die Nähe des Muskelringes und treten mit den schmalen, aus straffem Bindegewebe bestehenden Fasern zusammen, die der Innenseite der Muskulatur anliegen und mit den zwischen den einzelnen Muskelbündeln liegenden bindegewebigen Zügen zusammentreten. In dieser den Harnleiter umgebenden Zone sind nur Kapillaren vorhanden. Größere Gefäße fehlen in diesem Gebiete vollständig.

Die zu beiden Seiten des Eileiters liegenden Wülste bestehen hauptsächlich aus elastischen Fasern (Abb. 14, *i.Bdgb.*), so daß sie als elastische Polster bezeichnet werden können. Sie bilden ein enges, unregelmäßiges Maschenwerk, in welchem ein Hauptzug, von der ventralen Seite nach der Mitte sich erstreckend zu erkennen ist. Um diesen mittleren Teil legen sich zwiebelschalenartig die seitlichen Partien. In diesem elastischen Netzwerk sind noch vereinzelt lockere Bindegewebsfasern nachweisbar, die besonders am Rande dickere Bündel bilden. Ferner wird es von zahlreichen Gefäßen durchzogen, die hauptsächlich in den randlich gelegenen Teilen als größere venöse Hohlräume auftreten, ohne daß sie den Umfang der Lakunen erreichen, welche in der äußeren Bindegewebszone liegen. Nach der Seite des Eileiters zu werden diese venösen Hohlräume immer kleiner und sind in der Mitte nur als Kapillaren vorhanden.

Diese elastischen Polster sind von dem Eileiterepithel durch eine Basalmembran getrennt, welcher noch einige Fasern straffen Bindegewebes angelagert sind.

Dem Bau nach und auch nach Beobachtungen am lebenden Tier ist zu schließen, daß die weibliche Urogenitalpapille ebenso erectil ist

wie die männliche. Bei maximaler Füllung der venösen Hohlräume hebt sich ihr Ende vom Körper ab, so daß die Papille in schräger Richtung zum Rumpf zu stehen kommt. Wieweit diese Vorgänge bei der Begattung eine Rolle spielen, muß noch durch weitere Beobachtungen festgestellt werden.

Schließlich ist noch zu bemerken, daß auch die Mündung des Eileiters, entsprechend der Ausbildung zur Aufnahme der männlichen Urogenitalpapille bei der Begattung, im Vergleich zu derjenigen der *Gobius*-Arten eine Änderung in ihrem Bau erfahren hat. An der Spitze liegt der längere, spaltförmige Sinus urogenitalis, dem deshalb diese Bezeichnung beigelegt werden kann, weil in seinem hinteren Ende der Harnleiter mündet. Das Epithel des caudalen Teiles ist ectodermaler Herkunft. Nach vorn zu wird es von dorsal her durch das einschichtige Eileiterepithel ersetzt, welches am cranialen Ende der Rinne allein vorhanden ist. In den Sinus urogenitalis ragen nun wulstartig die beiden Seiten der Urogenitalpapille hinein, so daß bei Entspannung der dorsal gelegenen Muskulatur selbsttätig ein Verschluß derselben erfolgt. Bei Kontraktion dieses Muskels wird die ventrale Seite zurückgezogen, so daß eine Verflachung des Wulstes und damit ein Öffnen des Sinus urogenitalis eintritt. Wahrscheinlich tritt dieser Muskel in ähnlicher Weise bei der Ablage der die Embryonen enthaltenden Eier in Funktion, so daß noch im Sinus urogenitalis eine Entfaltung der Anheftungsfäden eintreten kann, wodurch ein Verschleppen der Eier durch das Wasser verhindert wird.

5. Entwicklung und Bau des Eies der Gobiiformes mit besonderer Berücksichtigung von Periophthalmus chrysospilos.

Liegen auch über die Entwicklung des Eies der Teleosteer zahlreiche Untersuchungen vor, so erübrigt sich doch nicht eine Nachuntersuchung, da noch über viele Fragen, wie im einzelnen gezeigt werden soll, Unklarheiten und Widersprüche bestehen. Auch ergibt sich auf Grund der eingangs angeführten Problemstellung die Frage, wieweit die Entwicklung und der Bau der Eier der *Gobiiformes* in das allgemeine Schema des Teleosteereies einzuordnen sind. Aus diesem Grunde soll die Entwicklung des Eies im Ovar des geschlechtsreifen Weibchens von *P. chrysospilos* verfolgt werden, unter Ergänzung durch Beobachtungen, die am lebenden Ei von *Gobius panizzae* ausgeführt werden konnten. Ferner soll noch auf die Ausbildung der Eihüllen, im besonderen auf die Entwicklung der Anheftungsfäden und auf die Vorgänge des Anheftens der Eier eingegangen werden. Die Rückbildung der ge-

platzten Follikel und die Degeneration nicht abgelaichter, reifer Eier soll dagegen nicht behandelt werden, da mir für diese Untersuchung geeignetes Material nur in geringem Umfange zur Verfügung steht. Ferner liegen über die Rückbildung des Knochenfischeies mehrere Arbeiten vor (Buhler 1902, Franz 1909), welchen ich an Hand meines Materials nichts Wesentliches hinzufügen kann.

Alle Oocyten im Ovar der *Gobiiformes* nehmen ihren Ursprung von Oogonien, die zu jeder Jahreszeit in Ruhe oder in Teilung begriffen, bei *P. chrysospilos* und *P. vulgaris* anzutreffen sind. Zu welcher Jahreszeit sich Ruhe- bzw. Teilungsstadien im Ovar von Gobiiden der paläarktischen und mediterranen Zonen vorfinden, bedarf weiterer Untersuchungen, welche den gesamten Jahreszyklus berücksichtigen müßten.

Die Oogonien (Abb. 15, *Oog.*) liegen bei *P. chrysospilos* und bei *P. vulgaris* — auch bei den anderen untersuchten *Gobiiformes* sind dieselben Verhältnisse vorhanden — einzeln oder in kleinen, durch Follikelepithelzellen (*Fz.*) getrennten Komplexen in den Bindegewebssepten des Ovars. Vereinzelt sind sie auch in der Bindegewebsschicht anzutreffen, welche in mehr oder minder starker Ausdehnung stellenweise der Wand des Ovarialsackes auf der Innenseite anliegt. Eine ausgesprochene Keimschicht, wie z. B. bei *Girardinus guppyi* (Champy und Gley 1923) und anderen viviparen Cyprinodonten, ist bei den von mir untersuchten *Gobiiformes* nicht vorhanden, was wohl durch das Fehlen eines median gelegenen intraovarialen Eileiterabschnittes bedingt ist.

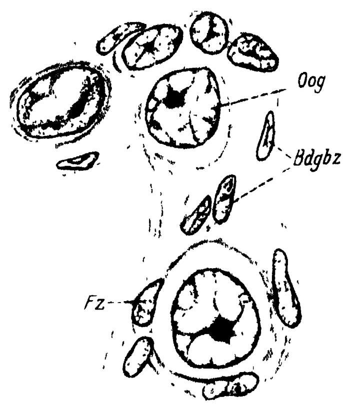


Abb. 15. Oogonien in einem Septum des Ovars von *P. chrysospilos*. Susa, Eisenhämatoxylin Säurefuchsin. Vergr. Zeiss Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 20×, Tblg. 152. Auf 3/4 verkl. *Bdgbz.* Bindegewebszellen, *Fz.* Follikelepithelzellen, *Oog.* Oogonien.

Die in Ruhe befindlichen Oogonien besitzen stets einen schmalen Plasmasaum um einen großen, runden, blaschenförmigen Kern. Der Kern ist mitunter mehr oder minder gelappt, was wohl als Zeichen erhöhten Stoffwechsels anzusehen ist. Er besitzt einen großen, meistens zentral gelegenen Nucleolus, der immer homogen erscheint und basophil ist. Vakuolenbildungen konnten auf diesem Stadium in dem Nucleolus nicht beobachtet werden. Von dem Nucleolus zieht sich nach der Peripherie des Kernes netzartig das Chromatin, als welches mit Bělář (1928) nur diejenige Substanz bezeichnet werden soll, »die sich bei der Mitose

in Chromosomen umwandelt«. An der Kernmembran ist die chromatische Substanz in mehr oder minder dichten Massen angeordnet, die sich nie nucleolenartig abrunden, sondern bis zur Chromosomenbildung als lockere, langgestreckte Ballen liegen bleiben.

Die Oogonien sind von zunächst noch indifferenten Zellen, den späteren Follikelepithelzellen (*Fz.*), umgeben, die sich von den zwischen den Bindegewebsfasern liegenden Zellen herleiten. Ein kompakter, basophiler Nucleolus ist in diesen langgestreckten, mitunter flach dreieckigen Zellen nur selten wahrzunehmen. In den meisten Fällen ist eine mehr oder minder stark unregelmäßige Zusammenballung von Chromatin vorhanden, zwischen welcher die basophilen Nucleolen wegen ihrer Kleinheit nur selten einwandfrei zu erkennen sind.

Übergänge von Peritonealzellen zu Oogonien, wie sie STUHLMANN (1887), WALLACE (1904), FRANZ (1909) und ESSENBERG (1923) ausführlich beschrieben, habe ich an meinen Präparaten einwandfrei nicht beobachten können. Zwar sind auch in den Bindegewebssepten Zellen vorhanden, die größer als die gewöhnlichen Bindegewebszellen, aber mitunter bedeutend kleiner als die normalen Oogonien sind. Doch handelt es sich dabei stets um Urkeimzellen, da sie nur einen größeren basophilen Nucleolus, vor allem aber eine helle, schwachgekörnte Plasmazone besitzen. Meistens sind es durch den Schnitt erzeugte Kalotten größerer Urkeimzellen. Nur wenige sind wirklich als klein zu bezeichnen und könnten vermuten lassen, daß es sich um Übergangszellen handelt. Doch spricht hiergegen die oben angeführte Charakteristik und die Erscheinung, daß diese Zellen meistens runde oder ovale, nicht gelappte Kerne besitzen. Deshalb möchte ich sie als in Ruhe befindliche Zellen ansehen, welche dazu bestimmt sind, die Oocyten der späteren Laichperiode zu liefern. Diese Zellen besitzen also stets die Potenz von Keimzellen und stammen nicht von differenzierten somatischen Zellen ab, wie es ESSENBERG (1923) bei *Xiphophorus helleri* behauptet, wenn er Oogonien durch Wachstum aus epithelialen Zellen entstehen läßt. Die Angaben von FRANZ (1909) über die Herkunft der Oogonien bei *Pleuronectes platessa* sind noch von dem gewöhnlich bei den Wirbeltieren zu beobachtenden Modus abweichender, weshalb sie dringend eine Nachuntersuchung erfordern. Er findet nämlich eine starke Vermehrung der Keimepithelzellen (Oogonien), die dazu führt, »daß einige von ihnen aus dem epithelialen Verbande ausscheiden und ins Ovariallumen eintreten. Eine sehr kurze Zeit treiben sie hier wohl umher, dann legen sie sich in der Nähe der Austrittsstelle dem Epithel innen an, wobei sie zunächst Zylinder- oder Keulenform annehmen und ihr Kern in den

distalen Teil rückt. Dann wandern sie etwas weiter nach allen Seiten fort, platten sich ab und werden wieder zu Plattenepithelzellen«. Auch PHILIPPI (1909) gibt für *Glaridichthys* eine Eibildung de novo durch Umwandlung von gewöhnlichen Epithelzellen des Eierstocklumens an. Ebenso neigt WALLACE (1904) zu der Annahme, daß bei *Zoarces viviparus* wahrscheinlich die Oocyten aus Epithelzellen hervorgehen, da er im Ovarialepithel keine einzelnen Oogonien, sondern nur Oogoniennester finden konnte. CALDERWOOD (1891/1892) ist sogar der Ansicht, daß eine Oogonie sich durch Verschmelzung von aus etwa zwölf Zellen bestehenden Nestern herleitet, wofür aber meine Präparate überhaupt keinen Anhalt geben.

Die Urkeimzellen vermehren sich durch mitotische Teilung (Abb. 16), so daß es zur Bildung von Oogoniennestern kommt, die von einer gemeinsamen Follikelepithelhülle umgeben sind. Zunächst geht in den Oogonien die Ausbildung der Chromosomen vor sich. Der basophile Nucleolus wird dabei fuchsinophil und schließlich ganz aufgelöst, so daß beim Auftreten der Chromosomen Reste von ihm nicht mehr nachweisbar sind. Die Vorgänge der Oogonienentwicklung bieten nichts Neues, so daß auf ihre Darstellung verzichtet werden kann. Die genaue Chromosomenzahl, deren diploide Zahl zwischen 30 und 40 liegt, konnte wegen der Kleinheit der Zellen und der großen Anzahl der sehr kleinen, fast rechteckigen Chromosomen nicht festgestellt werden. Das Vorhandensein eines Heterochromosoms wurde nicht beobachtet.



Abb 16 Vermehrungsteilung der Oogonien. Aus dem Ovar eines erwachsenen *P. chrysospilos*. Wie Abb 15 In Tischhöhe gezeichnet.

Die Oogonienteilung erfolgt in jedem Nest meistens synchron, wie es aus Abb. 16 zu ersehen ist, in welcher alle Zellen das Stadium der Äquatorialplatte aufweisen. Die Zahl der Oogonienteilungen in einem Nest scheint nicht sehr groß zu sein, denn größere als aus acht bis zwölf Oogonien bestehende Nester konnte ich in meinen Präparaten nicht antreffen.

Diese mitotische Vermehrungsteilung der Oogonien möchte ich trotz allen entgegengesetzten Angaben aus theoretischen Gründen für alle Teleosteer annehmen. Wegen ihrer Kleinheit und da sie bei Tieren mit einmaligem jährlichem Laichakt wahrscheinlich nur zur Zeit der Eiablage anzutreffen sind, sind sie den älteren Autoren, wie VAN BAMBEKE (1895), CUNNINGHAM (1898) u. a., entgangen. Erst LOEWE (1903)

beschreibt bei *Clupea alosa* und später WALLACE (1904) und FRANZ (1909) bei *Zoarces viviparus* und *Zeus faber* bzw. bei *Pleuronectes platessa* Oogonienteilungen, wenn auch die diesbezüglichen Abbildungen bei FRANZ (1909) nicht gerade sehr beweisend sind. So kommt es, daß noch WHEELER (1924) bei *Pleuronectes limanda* mitotische Oogonienvermehrungen verneint und zu folgendem Ergebnis kommt: »It seems fairly certain, that a few of the cells of the empty follicles develop into oocytes. The others revert to their former rôle of follicle cells. This explains the rapid disappearance of the empty follicles and also accounts for the absence of mitotic division in the ovaries of mature fishes«. Diese Anschauung ist aber nach meinen Untersuchungen bei den *Gobii-* und *Blenniiformes* ganz und gar abzulehnen. Ebenso beruht die Angabe von WALLACE (1904) auf einer Täuschung, daß mehrere Oogonien eines Nestes zur Bildung einer Oocyte normalerweise miteinander verschmelzen können.

Nach der letzten Oogonienteilung treten sämliche junge Oocyten eines Nestes in das Stadium der ersten Wachstumsperiode, welche weniger durch eine deutlich wahrnehmbare Plasmavermehrung als durch die Vorgänge der Chromosomenkonjugation und, wie es besonders HIBBARD und PARAT (1927 und 1928) bei *Perca fluviatilis* und *Pygosteus pungitius* und NARAIN (1930) bei *Ophiocephalus punctatus* gezeigt haben, durch das Auftreten von Chondriosomen und Vakuom bzw. GOLGI-Apparat und Mitochondrien charakterisiert ist. Doch ist ein präsynaptisches Ruhestadium, wie es MARÉCHAL (1904) für *Gasterosteus aculeatus* und *Trigla hirundo* und FRANZ (1909) für *Pleuronectes platessa* angeben — letzterer nimmt an, daß die Oocyten im präsynaptischen Ruhestadium zum Teil wahrscheinlich mehrere Jahre verharren —, in den Oocyten von *Periophthalmus chrysospilos* und *P. vulgaris* nicht festzustellen. Vielmehr scheinen infolge der günstigen Umweltbedingungen, denen diese Tiere in den Tropen ausgesetzt sind, und durch Einwirken noch unbekannter Innenweltfaktoren die jungen Oocyten sogleich nach dem Ablaichen heranzuwachsen.

Die jungen Oocyten, die noch in Haufen zusammenliegen, haben kein Follikelepithel, wie es auch NARAIN (1930) bei *Ophiocephalus punctatus* beschrieben hat. Sie besitzen einen fast homogenen, sehr fein gekörnten Plasmasaum (Abb. 17a). Die basophilen Chromosomen, welche über den ganzen Kern, teilweise in Paaren angeordnet, verstreut sind, sind von stäbchenförmiger Gestalt. Sie legen sich nur einzeln hintereinander, wie es auch MARÉCHAL (1904) für *Gasterosteus aculeatus* angibt. So kommt es nicht zur Bildung eines einzelnen, sondern mehrerer

Chromatinfäden. Doch ist auf diesem Stadium ein Nucleolus oder eine diffuse Zusammenballung von Nucleolarsubstanz, wie es MARÉCHAL (1904) und auch FRANZ (1909) beobachteten, nicht vorhanden.

Bei der Weiterentwicklung legen sich die einzelnen Chromosomen hintereinander, und es wird so das Bukettstadium gebildet (Abb. 17b). Von einem dichten, der Kernmembran eng anliegenden Chromatinballen geht ein netzartiges, aus mehreren Schleifen bestehendes Chromatingeflecht aus, das sich über den ganzen Kern erstreckt und an seinen Knotenpunkten deutlich wahrnehmbare Verdickungen aufweist. Ein

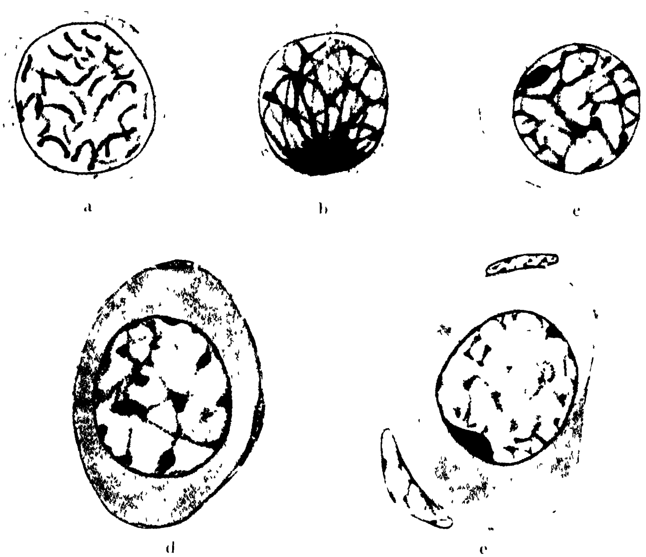


Abb. 17. Oocyten der ersten Wachstumsperiode. Wie Abb. 16. a) Junge Oocyte kurz nach der letzten Oogonienteilung. b) Synapsisstadium, c) Diplotänstadium, d) und e) Auflösung der Chromatinfäden des Diplotänstadiums.

Nucleolus tritt auch auf diesem Stadium noch nicht auf, im Gegensatz zu der Annahme von FRANZ (1909), welcher die periphere chromatische Zusammenballung als Nucleolus ansieht, in den bei den weiteren Vorgängen im Bukettstadium der ganze chromatische Fadenknauel hineingezogen wird. Diese Ansicht ist aber nach der eingangs gegebenen rein morphologischen Definition des Chromatins abzulehnen. Gerade diese stark verkrümmten Synapsisknäuel, welche von FRANZ an angeblich sehr gut fixierten Präparaten beobachtet wurden, muß ich nach meinen Beobachtungen als durch nicht einwandfreie Fixierung entstandene Kunstprodukte ansehen. Denn nur in nicht ausreichend konserviertem Material sind diese von FRANZ gegebenen Bilder vorhanden, während

sie in dem meines Erachtens gut fixierten Material stets fehlen. Deshalb betrachte ich mit Maréchal (1904) das angeführte Bukettstadium als den Höhepunkt der Chromatinaufknäuelung.

Auf diesem Stadium sind ferner im Plasma nach Fixierung mit Flemmingscher Flüssigkeit und nach Färbung mit Eisenhämatoxylin vereinzelt körnige »Mitomfäden« (Flemming) zu beobachten, von welchen auch einzelne bereits in den Oogonien auftreten. Sie bestehen aus feinen, zu Fäden vereinigten Körnchen und durchsetzen, wie es bereits von Retzius (1911) an Eiern von *Gobius niger* treffend beschrieben wird, netzartig das ganze Plasma. Nach Fixierung mit Susa oder mit Formol sind sie nicht wahrzunehmen. Ihre Bedeutung im Eiplasma kann ich nicht entscheiden, da mir Material in ausreichender Menge nicht zur Verfügung steht. Sie sind auch, wie weiterhin dargelegt werden soll, im reifen Ei vorhanden. Retzius (1911 und 1911) konnte sie sogar noch in gefurchten Eiern von *Gobius niger* beobachten. Wahrscheinlich stehen diese Mitomfäden mit besonderen plasmatischen Strukturverhältnissen in Verbindung. Denn den Mitochondrien sind sie wohl nicht homolog zu setzen, da sie nach Formolkonservierung nicht erhalten bleiben. Auch haben sie in Lage und Form keine Ähnlichkeit mit den von Champy und Gley (1923), Parat und Hibbard (1928) und Narain (1930) in zahlreichen Teleosteereiern beschriebenen Mitochondrien.

Bei dem weiteren Wachstum des Eies findet zunächst eine Auflösung des Bukettstadiums statt, wie es Abb. 17c zeigt. Die randständige Chromatinzusammenballung ist bis auf einen kleineren, länglich ovalen Ballen aufgelöst. Dieser Ballen liegt noch in dem chromosomalen, basophilen Netzwerk, das in den Knotenpunkten besonders verdickt ist, während die Verbindungsfäden im Verhältnis zum Bukettstadium dünner geworden sind. Von einem Nucleolus ist auch auf diesem Stadium noch nichts wahrzunehmen, wenn der unaufgelöste Chromatinballen nicht als solcher angesehen wird. Doch wäre gegen letztere Ansicht einzuwenden, daß von diesem Chromatinballen auf älteren Stadien nichts mehr zu sehen ist, und daß Nucleolen, die als solche einwandfrei zu erkennen sind, dann erst wieder in älteren Oocyten auftreten. Das Plasma, das die eingangs erwähnten Mitomfäden unverändert zeigt, hat an Masse zugenommen, so daß dieses Stadium als an dem Anfang der zweiten Wachstumsperiode stehend anzusehen ist.

In älteren Oocyten (Abb. 17d) haben sich die Verbindungsfäden des chromatischen Netzwerks noch stärker verdünnt und stehen nicht mehr alle miteinander in Verbindung. Nur die Knotenpunkte sind als dichte Chromatinballen noch vorhanden. Stark basophile Brocken von

länglicher Gestalt liegen an der Kernmembran; doch ist nicht einwandfrei zu entscheiden, ob es sich um kleine Nucleolen oder um Chromatinzusammenballungen handelt Das Plasma zeigt auf diesem Stadium (»stade homogène chromatique«, CHAMPY und GLEY 1923) bereits eine Affinität zu basischen Farbstoffen, da es sich leicht mit Eisenhämatoxylin, mit Hämalaun und mit Anilin-Safranin färbt. Diese Erscheinung, die nach CHAMPY und GLEY (1923) bei Teleosteern mit jahreszyklischem Ablauf der Oogenese von der Jahreszeit und der Ernährung des Individuums abhängig ist, muß wohl als Zeichen der Basophilie des Plasmas angesehen werden. Ob sie durch Diffusion chromatischer Substanz durch die Kernmembran bedingt wird, wie es z. B. FRANZ (1909) annimmt, oder ob sie als Folge von Stoffwechselvorgängen im Plasma selbst anzusehen ist, kann mit histologischen Untersuchungsmethoden nicht entschieden werden. Doch möchte ich letzteren Vorgang als den wahrscheinlicheren ansehen, da im Kern auf diesem Stadium geformte Nucleolarsubstanz nicht einwandfrei nachweisbar ist, ihre Emission daher nicht in Frage kommt. Es wäre deshalb nur eine Diffusion in gelöster oder chemisch veränderter Form anzunehmen, die natürlich im Kern mit den gewöhnlichen Färbemethoden nicht zu erkennen zu sein braucht. Vielleicht spielt letzterer Vorgang in dem Sinn eine Rolle, daß er die Stoffwechselvorgänge im Plasma wesentlich in acidophiler Richtung beeinflußt. Ebenso kommt eine Chromatinemission nicht in Betracht.

Die Zona radiata ist als schmale, homogene Schicht vorhanden, in welcher die Kanälchen noch nicht zu erkennen sind. Bemerkenswert ist ferner, daß alle Oocyten dieser Größe bereits ein deutlich erkennbares Follikelepithel besitzen. Es besteht nur aus wenigen langgestreckten, flachen Zellen, die sich der Eioberfläche vollständig anschmiegen. Sie sind durch mitotische Vermehrung aus den wenigen, um die Oogoniencyste gelegenen Follikelepithelzellen entstanden. Eine Umwandlung von Bindegewebszellen zu Follikelepithelzellen konnte nicht festgestellt werden. Auch handelt es sich nicht, wie es LOEWE (1903) im Anschluß an NUSSBAUM angibt, um umgewandelte Oogonien ein und desselben Nestes. Diese entwickeln sich alle zu Oocyten, was aus der Zahl der einen Komplex bildenden jungen Eizellen zu ersehen ist.

Ähnliche cytoplasmatische Verhältnisse zeigt auch die in Abb. 17e dargestellte Oocyte. Auf diesem Stadium sind aber insofern weitere Veränderungen vor sich gegangen, als im Kern jetzt einwandfrei ein bis zwei Nucleolen nachweisbar sind. Diese sind wahrscheinlich durch Kondensation der Nucleolarsubstanz entstanden, welche sich während

der Teilungs- und Reifungsvorgänge vielleicht in einer anderen chemischen Form im Kern befunden hat. Die Nucleolen treten in den von mir beobachteten Fällen zuerst stets an oder in der Nähe der Kernmembran auf. Sie sind in ersterem Falle meist von länglicher Gestalt und weisen keine vakuolenartigen Einschlüsse auf. Die Chromosomen scheinen noch stärker aufgelöst. Sie sind stets basophil, haben aber noch nicht die Gestalt typischer Lampenbürstenchromosomen angenommen. Das Plasma ist im Vergleich zu dem des vorhergehenden Stadiums unverändert geblieben. Die Follikelepithelzellen haben jedoch kaum an Zahl zugenommen.

Im weiteren Verlauf der Eientwicklung lockern sich die Chromosomen auf, so daß sie an ihren Enden nicht deutlich abgrenzbar sind, während der mediane Teil noch unverdickt bleibt. In dieser Eizelle (Abb. 18) sind auch die Nucleolen bedeutend größer geworden. Gewöhnlich ist jetzt stets neben mehreren kleineren Nucleolen ein großer, kugelförmiger Nucleolus vorhanden, der einen erheblichen Teil des Kernes einnimmt. Dieser Nucleolus enthalt stets einen oder mehrere vakuolenartige Einschlüsse, wie sie besonders deutlich am lebenden Ei von *Gobius panizzae* zu beobachten sind. Es entspricht also der Nucleolus im Bau den Vakuolen, die von MONTGOMERY (1898) bei zahlreichen Teleosteern, von ROHDE (1903) bei *Cobitis*, von FRANZ (1909) bei *Pleuronectes platessa* u. a. beschrieben worden sind. Jedoch habe ich im Gegensatz zu FRANZ (1909) an lebenden wie auch fixierten Eizellen nie das Innere des großen Nucleolus mit einem Wabenwerk ausgefüllt gefunden, so daß ich dieses als eine durch die Fixierung bedingte Erscheinung ansehen muß.

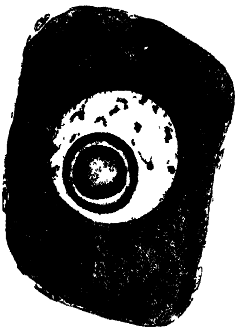


Abb 18 Oocyte im Zustande der maximalen Basophilie Fixierung und Farbung wie Abb. 16. Vergr. ZEISS Obj Öl-imm. 2 mm. Komp Oc. 15, , Tblg 152 Auf 4/5 verkl

Wahrscheinlich handelt es sich bei diesen Vorgängen der Bildung von Vakuolen im Nucleolus nach HEIDENHAIN (1907) teilweise um Zersetzungserscheinungen der nucleolaren Masse, die durch den autolytischen Abbau ihrer Substanz und Produktion löslicher Stoffe hervorgerufen wird, welche sich mit der Umgebung in das Lösungsgleichgewicht zu setzen suchen. Keineswegs ist für diese Vorgänge in den Oocyten von *Periophthalmus* mit ROHDE (1903) anzunehmen, daß eine wirkliche Umwandlung in fädige oder netzartige Gebilde eintritt, welche von einer basophilen Kapsel umgeben bleiben.

Auf diesem Stadium zeigt auch das Plasma die stärkste Affinität zu basischen Farbstoffen. Es färbt sich trotz starker Differenzierung nach Fixierung mit Susa und Färbung mit Eisenhämatoxylin gleichmäßig dunkel und nach Fixierung mit FLEMMINGscher Flüssigkeit und Färbung mit Anilin-Safranin intensiv rot, so daß nach diesen von mir angewandten Methoden eine feinere cytoplasmatische Struktur nicht zu erkennen ist. Die Zona radiata hat nur wenig an Breite zu genommen; doch heben sich die Kanälchen bereits deutlich aus der homogenen Grundmasse heraus. Die Follikelepithelzellen haben sich stark vermehrt, liegen aber noch in langgestreckter Form der Zona radiata an.

Von diesem Wachstumsstadium an nimmt die Basophilie des Plasmas stark ab (Abb. 19). Es sind wieder in einer fein gekörnten, mehr homogenen Grundsubstanz die Mitomfäden wahrzunehmen. Ferner wird auf diesem Stadium bereits nach Susa-Fixierung und Färbung mit Eisenhämatoxylin der BALBIANIsche Körper oder Dotterkern sichtbar, der als dunkler runder Körper in einer sich etwas heller färbenden plasmatischen Sphäre liegt. Ein protoplasmatischer Zuwachsring, welcher direkt dem Kern anliegt, und wie er von SCHARFF (1888) bei *Trigla gurnardus*, von LAMS (1904) bei *Osmerus eperlanus* und von FRANZ (1909) bei *Pleuronectes* beschrieben wird, habe ich an den Oocyten von *P. chrysospilos* und *P. vulgaris* und auch bei den anderen von mir untersuchten tropischen *Gobiiformes* nicht finden können. Deshalb ist es mir nicht möglich, zu entscheiden, ob es sich mit WHEELER (1924) um Bildungen handelt, welche durch die Fixierung entstanden sind.

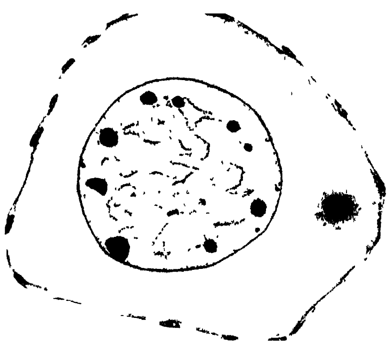


Abb. 19. Oocyte mit kompaktem Dotterkern (BALBIANIscher Körper). Fixierung und Färbung wie Abb. 16. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc 10 ×, Tblg 152. Auf ⅔ verkl.

Im Kern treten auf diesem Stadium die Chromosomen in Lampenbürstenform auf und liegen zwischen den zahlreichen, mehr oder minder großen Nucleolen, welche bereits nach der Peripherie des Kerns gerückt sind. Diese Nucleolen sind teilweise durch Abschnürung von dem großen Nucleolus, teilweise aber auch durch weitere Kondensationen der im Kern diffus enthaltenen Nucleolarsubstanz entstanden. Eine Nucleolarzerstäubung, wie sie bei den Oocyten einiger Tiefseeteleosteer, von JÖRGENSEN (1913) bei *Macropharynx* und *Melamphais* und von

Nusbaum (1913) bei *Argyropelecus hemigymnus* und *Sternoptyx diaphana* festgestellt wird, tritt bei *Periophthalmus* nicht ein. Nusbaum beschreibt z. B. bei *Argyropelecus* eine Zerstäubung des Nucleolus mit erneuter Zusammenlagerung und Verdichtung der Teilchen, und hält es für wahrscheinlich, daß während dieser Vorgänge ein gewisser Teil des Kernkörpermaterials sich den Chromosomen zugesellt, welche Ansicht aber nach dem heutigen Stand der Chromosomenforschung wohl nicht mehr haltbar ist.

Bevor nun das Wachstum der Oocyten weiter verfolgt werden soll, möchte ich noch etwas ausführlicher auf den Balbianischen Körper oder den sogenannten Dotterkern eingehen, obwohl es mir nicht möglich gewesen ist, seine Bedeutung vollständig zu klären. Aber dadurch, daß einige Anschauungen über seine Entstehung und sein Wesen auch schon an dem mir zur Verfügung stehenden Material widerlegt und somit die über ihn bestehenden Hypothesen verringert werden können, glaube ich, daß folgende Ausführungen nicht als überflüssig anzusehen sind.

Der Balbianische Körper ist seit seiner Beschreibung bei Teleosteern durch Balbiani (1873) und van Bambeke (1873) Gegenstand zahlreicher mehr oder weniger ausführlicher Untersuchungen gewesen, wie es die Arbeiten von Kolessnikow (1878), Emery (1880), van Bambeke (1883 und 1893), Scharff (1888), Eigenmann (1890), Henneguy (1893), Hubbard (1894), Cunningham (1893 und 1898), Loewe (1903), Wallace (1904), Lams (1904), Comes (1906), Franz (1907 und 1909), Munson (1912), Champy und Gley (1923), Wheeler (1924) und Hibbard und Parat (1928) zeigen. Aber erst die Arbeiten von Hibbard und Parat (1927/1928) haben einigermaßen seine Entstehung klären können, wenn auch bereits Henneguy (1893) den Dotterkern im präsynaptischen Ruhestadium auftreten sah. Erstere erblicken in den Oocyten von *Perca fluviatilis* die erste Anlage des Balbianischen Körpers in der Mitochondrienanhäufung, die während des Bukettstadiums am Orientierungspol der Bukettschleifen auftritt. Sie schließt ein granulaartiges Gebilde ein, das von Hibbard und Parat als Vakuom angesehen wird. Bei der Weiterentwicklung verteilen sich die Elemente des Chondrioms und Vakuoms, die beträchtlich an Zahl zugenommen haben, um den ganzen Kern und lagern sich zu einzelnen Komplexen zusammen. Einer von diesen rückt mehr an die Peripherie der Eizelle und weist dann eine nur mit mitochondrialen Methoden erkennbare diffuse Grundsubstanz auf. Dieses Gebilde, von Hibbard und Parat sekundärer Balbianischer Körper genannt, ist wohl dasjenige, welches von den meisten Autoren als Balbianischer Körper beschrieben worden ist.

Die Entstehung des BALBIANIschen Körpers weist also eine große Ähnlichkeit mit der von KOCH ausführlich beschriebenen Entwicklung des Dotterkernes der Spinnen auf, so daß der BALBIANIsche Körper der Teleosteer letzterem wohl homolog zu setzen ist. Nur kommt es bei den Teleosteern nicht immer zu einer Schalenbildung, wie sie KOCH beschreibt; nur MUNSON (1912) konnte beim »Goosefish« und CHAMPY und GLEY (1923) bei *Ameiurus* Anzeichen von konzentrischen Ringen beobachten, welche den Zentralkörper (Centrosom) umgeben.

FRANZ (1907 und 1909) kommt dagegen zu der Ansicht, »daß der sogenannte Dotterkern am Teleosteerei nichts anderes als ein ausgestoßener, abortiver Nucleolus ist (1909)«, und daß dieser Vorgang eine Regelung der Nucleolarverhältnisse während des Eiwachstums darstellt. Diese Anschauung, für deren Beweis FRANZ mehrere Abbildungen bringt, ist aber als vollkommen unzutreffend abzulehnen. Denn die Abbildungen zeigen mit aller Deutlichkeit — an einigen schlecht konservierten Präparaten konnte ich es auch feststellen —, daß der Austritt des Nucleolus nur durch die »Gewalt des Messerschnittes« bedingt ist, obwohl FRANZ dieses ablehnen zu müssen glaubte. Denn bei leichter Schrumpfung des Kerninhaltes, wie es deutlich seine Abbildungen zeigen, wird sehr oft der Nucleolus beim Schneiden aus dem Kern herausgerissen, und FRANZ wäre meines Erachtens diesem Irrtum nicht zum Opfer gefallen, wenn er stets die Schnittrichtung in Betracht gezogen hätte.

An Hand meines Materials kann ich den Dotterkern erst auf dem in Abb. 19 dargestellten Stadium einwandfrei erkennen. Nach Fixierung mit Susa und Färbung mit Eisenhämatoxylin erscheint er als kompakter, runder Körper, der in einer im Gegensatz zum übrigen Plasma stark basophilen kreisförmigen Zone liegt, welche in keiner Beziehung zum Kern steht. Vielmehr ist diese Zone bereits der Peripherie des Eies etwas genähert. Die Erscheinung, daß der Dotterkern auch nach Fixierung mit Sublimat-Eisessig erhalten bleibt, hat bereits VAN BAMBEKE (1873) beobachtet. Nach Fixierung mit FLEMMINGschem Gemisch sieht man auf diesem Stadium im Dotterkern mehrere zu einem Kreise angeordnete Vakuolen mit stark lichtbrechendem Inhalt, deren Wände dunkel bis schwarz erscheinen, was auf ihre fettartige Natur hinweist. Wahrscheinlich entsprechen diese Gebilde den Vakuolen PARATS (1928) und das Gebilde in seiner Gesamtheit dem Vakuom dieses Forschers. Diese Vakuolen sind verschieden in ihrer Größe. Um den Dotterkern, vereinzelt auch zwischen den Vakuolen, liegen weiterhin feine, mit Safranin und Eisenhämatoxylin sich intensiv färbende Körner, die

den Mitochondrien entsprechen (siehe auch LAMS 1901 und HIBBARD und PARAT 1927/1928). Zu erwähnen wäre ferner noch, daß ich in den Oocyten der *Gobiiformes* stets nur einen Dotterkern beobachten konnte, im Gegensatz zu FRANZ (1909), der, wie es auch bereits CUNNINGHAM (1893/1895 und 1898) erwähnt, in seltenen Fallen zwei, andererseits in vielen Eiern gar keinen Dotterkern wahrnahm. CUNNINGHAM (1893/1895 und 1898) beschreibt in den Eizellen von *Syngnathus acus* das Vorhandensein von zwei und sogar von drei bis vier Dotterkernen, welche nach seiner Annahme in letzterem Fall wahrscheinlich durch Teilung eines einzigen entstanden sind. Bei den von STUHLMANN (1887) in einer Oocyte von *Zoarces viviparus* abgebildeten zahlreichen Dotterkernen handelt es sich wahrscheinlich um Mitochondrien.

In alteren Eiern (Abb. 20), deren Plasma, abgesehen von einer feinen Körnelung, homogen ist, und in denen Fettropfen und Dotterkörner noch nicht gebildet sind, ist der Dotterkern noch stärker an die Peripherie des Eies gerückt. Er ist von länglich ovaler bis dreieckiger Gestalt und wird von der Zona radiata durch eine schmale Plasmazone getrennt. Nach Susa-Fixierung weist er ein mehr zentral gelegenes, vakuolenartiges Gebilde auf, welches sich nach Fixierung mit FLEMMINGscher Flussigkeit als eine große Fettkugel erweist, die wahrscheinlich durch teilweises Verschmelzen der auf dem vorher beschriebenen Stadium vorhandenen kleinen Vakuolen entstanden ist. Um diese große Fettkugel liegen ferner zwischen den körnerartigen Mitochondrien zahlreiche Fettröpfchen. Das ganze Gebilde des Dotterkernes hebt sich durch seine starke Affinität zu basischen Farbstoffen aus dem übrigen Eiplasma scharf hervor. Dieser Vorgang zeigt also deutlich, daß ebenso wie bei den Spinnen (KOCH 1928) der Dotterkern eine wichtige Rolle bei der Fettproduktion zu spielen scheint, da diese sehr wahrscheinlich vom Dotterkern aus ihren Ursprung nimmt.

Während dieser Vorgange im Dotterkern sind auch im Eikern wichtige Veranderungen zu beobachten. Die Nucleolen sind in feinere Stücke zerfallen, die größtenteils an die Kernmembran gewandert sind und dieser flach anliegen. Teilweise beginnt der Kern bereits bruchsackartige Vorwölbungen ins Plasma zu senden, in welche dann immer ein Nucleolus tritt. Daß diese Erscheinung der Kernlappung nicht durch die Konservierung bedingt wird, konnte durch Untersuchung am lebenden Ei von *Gobius panizzae* bestatigt werden. Auch hier sind die Vorwölbungen auf diesen Stadien stets vorhanden und können, wie es bereits STUHLMANN (1878) am Ei von *Zoarces viviparus* beschreibt, durch starken Druck auf das Deckglas vorübergehend zum Verschwinden ge-

bracht werden. Die Chromosomen sind in Lampenbürstenformen deutlich wahrnehmbar.

Bei dem weiteren Wachstum der Oocyten zieht sich der Dotterkern immer mehr auseinander (Abb. 21), wie es auch LAMS (1904) bei *Osmerus eperlanus* beobachten konnte. Die Fettropfen haben sich ringartig an die Peripherie des Plasmas gelegt. Eiweißdotter ist noch nicht nachweisbar; denn die feinen Körnchen, die in der den Kernen



Abb. 20

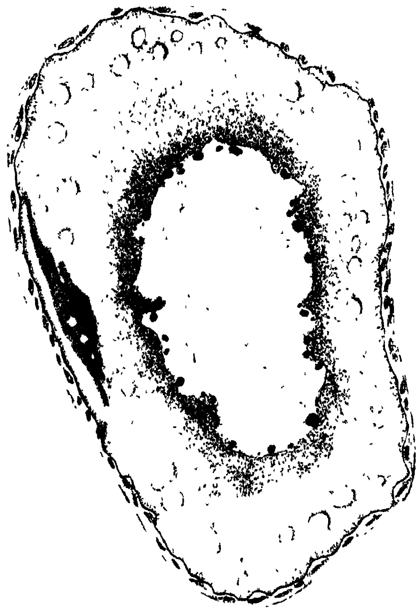


Abb. 21

Abb. 20. Oocyte mit einem in Auflösung begriffenen Dotterkern. Fixierung und Färbung wie Abb. 16. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 7, Tblg. 152. Auf 4/5 verkl.

Abb. 21. Oocyte mit Öltropfen und stärker aufgelöstem Dotterkern. Fixierung und Färbung wie Abb. 16. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 7, Tblg. 140. Auf [illegible] verkl.

anliegenden Zone zu beobachten sind, dürfen wohl als solche nicht angesehen werden. Der Dotterkern, der durch eine sehr helle plasmatischen Zone von der Zona radiata getrennt ist, enthält mehrere große Fettropfen (in der Abb. 21 als helle Kreise gezeichnet, da diese nach einem mit Susa konservierten Präparat hergestellt wurde), um welche noch vereinzelt kleinere liegen. Ferner haben die im Plasma zerstreuten Körnchen an Zahl und auch an Größe zugenommen und liegen dicht nebeneinander in der immer noch schwach basophilen plasmatischen Grundsubstanz. Ob diese Körner aber bereits als Eiweißdotterkörner oder als Vorstufen von ihnen aufgefaßt werden dürfen, ist an meinen

Präparaten nicht zu entscheiden. Im Kern sind jetzt alle Nucleolen mehr oder weniger dicht der Kernmembran angelagert. Sie färben sich einheitlich dunkel und sind nicht aus zwei verschiedenen, kappenartig übereinandergelagerten Substanzen zusammengesetzt, wie es STEPHAN (1902) bei den Oocyten von *Serranus cabrilla* und LAMS (1904) bei *Osmerus eperlanus* beschreiben. Die Lampenbürstenchromosomen sind auch auf diesem Stadium nur stellenweise einwandfrei zu erkennen.

Im weiteren Verlauf des Eiwachstums wird der Dotterkern immer undeutlicher und von unregelmäßiger Gestalt, wie es Abb. 22 zeigt. Seine plasmatische Grundsubstanz färbt sich nur noch sehr schwach mit basischen Farbstoffen und hebt sich nur wenig aus dem Plasma der

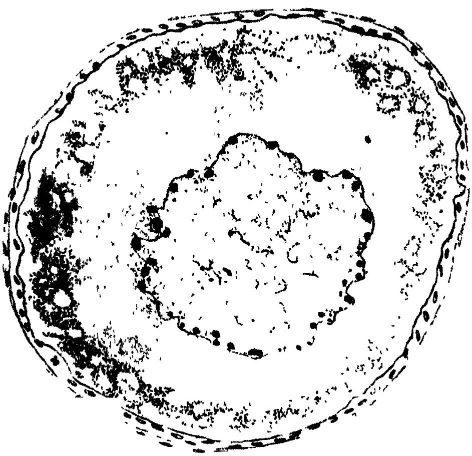


Abb 22 Oocyte mit beginnender Eiweißdotterbildung Dotterkern fast ganz aufgelöst. Färbung und Fixierung wie Abb 16. Vergr LEITZ Obj. 7, Oc 3, Tblg. 152 Auf 2/3 verkl

Eizelle hervor. Ein Gebilde, das man deutlich als Centrosom ansehen könnte, ist auf diesem wie auch auf allen anderen von mir beschriebenen Stadien nicht zu beobachten. Die Region der Fettropfen ist nun dicht mit kleinen Eiweißdotterkugeln besetzt, die sich auch über den Dotterkern erstrecken und allmählich nach dem Kern zu wandern. Während dieser Vorgänge ist auch der Übertritt von geformter Nucleolarsubstanz aus dem Kern in das Plasma zu beobachten, wie ich es bereits an den Eiern von *Salarias flavo-umbrinus* beschrieben habe (1929). Auch in den Oocyten von *P. chrysospilos* schnüren sich vereinzelt bruchsackartige Vorwölbungen samt dem Nucleolus ab, wandern in das Plasma und werden hier allmählich resorbiert, indem zuerst die Kernmembran aufgelöst wird. Da diese Vorgänge auch an lebenden Eizellen von *Gobius panizzae* beobachtet werden konnten, so halte ich trotz der gegenteiligen

Ansicht von Bělăr (1928) den Austritt von geformter Nucleolarsubstanz aus dem Eikern für bewiesen. Doch ist es mir nicht möglich gewesen, die Bedeutung dieses Vorgangs endgültig zu klären. Daß diese Erscheinung nicht auf einen degenerativen Prozeß zurückgeführt werden kann, wie es Munson (1912) tut, ist aus dem völlig normalen Aussehen der betreffenden Eizellen, besonders aber aus dem des Follikelepithels, zu ersehen. Andererseits spielen aber auch die abgeschnürten Nucleolen bei der Dotterbildung keine Rolle, wie Scharff (1888) es angibt, denn der Dotter ist stets in mehr oder weniger großem Umfange gebildet, wenn diese Erscheinung zu beobachten ist. Ebenso kann ich mich nach meinen Präparaten nicht der Ansicht von Calderwood (1891/1892) anschließen, daß die abgeschnürten Nucleolen in Zusammenhang mit der Bildung der Fettropfen stehen, da diese schon lange vor diesen Prozessen gebildet sind. So bliebe nur noch diejenige Erklärung übrig, die in diesen Vorgängen eine Regelung der Kern-Plasmarelation erblickt, wofür aber erst noch weiteres Tatsachenmaterial beigebracht werden müßte.

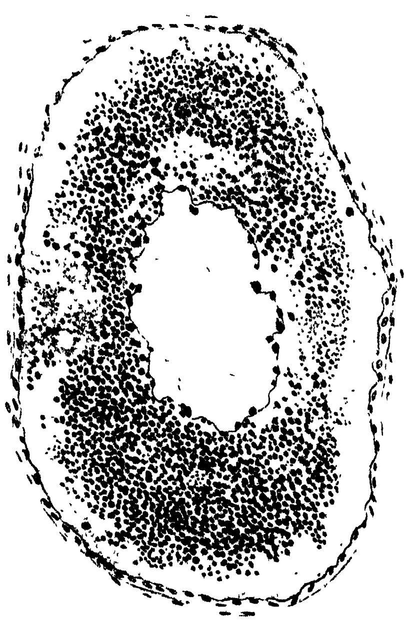


Abb. 23. Oocyte mit zahlreichen Eiweißdotterkörnern und Öltropfen. Dotterkern nur schwach angedeutet. Vergr. wie Abb. 22.

Im Gegensatz zu diesen Angaben konnten Hibbard und Parat (1928) bei *Perca fluviatilis* und *Pygosteus pungitius* niemals den Austritt von Nucleolen aus den Kernen beobachten.

Das weitere Wachstum des Eies ist hauptsächlich durch die Vermehrung des Eiweißdotters charakterisiert (Abb. 23). Die Dotterkörner haben sich etwas aus der Schicht der Fettropfen nach innen zurückgezogen und nehmen die ganze Zone des Eiplasmas bis fast zur Kernmembran ein. Dadurch hat sich unter der Zona radiata eine Schicht ausgebildet, die ziemlich frei von jeglichen Dotterelementen ist. Am Kern sind keine Veränderungen wahrzunehmen. Der Dotterkern ist noch als ein etwas dunklerer Plasmakomplex zu erkennen, welcher nur in geringer Menge Eiweißdotterkörner enthält. Jedoch wird er im reifen

Ei vollständig von Dotter überlagert, so daß er dann — im Gegensatz zu den Eiern von *Blennius pholis* (Champy und Gley 1923) — überhaupt nicht mehr nachweisbar ist, wie es auch z. B. Emery (1880) für *Fierasfer*, Lams (1903) für *Osmerus eperlanus* und Wallace (1904) für *Pleuronectes* angeben. Wie er sich nach der Eibefruchtung verhält, ob er wieder auftritt oder nicht mehr nachweisbar ist, habe ich nicht weiter verfolgen können.

Zusammenfassend ist über den Dotterkern zu sagen, daß er bei den *Gobiiformes*, ähnlich wie bei den Spinnen (Koch 1928), ein äußerst aktives Element darstellt, das zu gewissen Zeiten seiner Entwicklung Mitochondrien und Vakuolen (Hibbard und Parat 1928) enthält. Ein eigentliches Centrosom habe ich bei den von mir untersuchten Stadien nicht feststellen können; doch ist es nach den Untersuchungen von Champy und Gley (1923) einerseits und Hibbard und Parat (1927/1928) andererseits wahrscheinlich, daß es im Dotterkern lokalisiert ist.

Aus meinen Beobachtungen geht weiter hervor, daß der Dotterkern mit den Stoffwechselvorgängen in der Eizelle in enger Beziehung steht, vielleicht sogar das Zentrum dieser Vorgänge darstellt. Denn einmal konnte festgestellt werden, daß sowohl die Bildung der Fetttropfen wie auch des Eiweißdotters zuerst im Dotterkern zu beobachten ist, und andererseits ist die Auflösung des Dotterkernes bei dem heranwachsenden Ei bemerkenswert. So ist wohl meines Erachtens die Anschauung berechtigt, daß der Dotterkern als das aktivierende Moment für die Bildung der paraplasmatischen Bestandteile anzusehen ist, womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß der gesamte Dotter bzw. seine Vorstufen im Dotterkern gebildet werden. Denn nach Hibbard und Parat (1927/1928) entsteht der Eiweißdotter in den Oocyten von *Pygosteus pungitius* durch Kondensation des Vakuoleninhaltes, also aus den Bestandteilen des Golgi-Apparates. Die Mitochondrien dagegen sind nicht direkt am Aufbau des Dotters beteiligt. Im Gegensatz zu dieser Anschauung konnte Narain (1930) an den Oocyten von *Ophiocephalus punctatus* feststellen, daß der Albuminoiddotter direkt oder indirekt durch Mitochondrien gebildet zu werden scheint, während der Fettdotter durch »the agency of the Golgi bodies by the swelling of the Golgi granule or by the deposition of new material on the concave side of one or more crescentic Golgi bodies« entsteht.

Diese Anschauung ist bereits von van Bambeke vertreten worden, welcher den Balbianischen Körper als »centre de formation des éléments nutritifs du vitellus« ansieht. Auch Lams (1904) kommt zu der Hypothese, daß »cet amas de corpuscules constitue une différenciation d'élé-

ments figurés centrosomiques, auxquels l'acquisition de propriétés spéciales permet d'accomplir des fonctions déterminées dans l'économie de la cellule. Ce serait en quelque sorte le centre président à l'élaboration du vitellus nutritif, l'organe destiné à en diriger l'augmentation. Il est même probable que le cytoplasme propre de l'ovule s'accroît également sous l'influence du corps de BALBIANI. Pendant que l'ovule grandit, la zone d'influence de ce corps s'étend, son activité devient plus grand. Ses fonctions s'exagérant en raison du développement de la cellule, les corpuscules se multiplient et grossisent; une fois que l'ovule est adulte, le corps de BALBIANI n'a plus de raison d'être«. Ebenso ist WALLACE (1904), welcher den Dotterkern als Centrosphäre auffaßt, folgender Ansicht: »I think there can be little doubt as to a relation of some sort of the yolk nucleolus substance with the formation of oil in the egg cell.« Und zwar begründet er seine Auffassung damit, daß bei *Zoarces viviparus* der Dotterkern nicht mehr nachweisbar ist, lange bevor Dotterkörner auftreten, und daß die Eier von *Pleuronectes platessa* und *Pl. limanda* im reifen Zustande keine Öltropfen enthalten, sondern nur eine Centrosphäre und keinen Dotterkern besitzen sollen. Diese Anschauung trifft aber nach den Untersuchungen von FRANZ (1907 und 1909) und WHEELER (1924) nicht zu.

MUNSON (1912) erblickt in dem Dotterkern neben einem morphologischen (Centrosphäre) ein physiologisches Centrum. »It may be the centre of low oxidation and a centre of fermentation since it is in it that the karyolymph usually does its work of synthesis, which is suggested by the origin of metaplasm in its vicinity.«

Dagegen halten CHAMPY und GLEY (1923) den Dotterkern der Teleosteer für ein rein dynamisches Zentrum, für ein Centrosom. Denn während des Eiwachstums rückt der Kern in dem Maße, wie das Centrosom sich aus der Mitte des Eies entfernt, in die zentrale Lage. Nur »l'appareil filamenteux complexe naissant autour du centrosome« scheint nach ihrer Ansicht eine wichtige Rolle bei den cytoplasmatischen Vorgängen zu Beginn der Dotterbildung zu spielen.

Als Abschluß der Entwicklung soll noch näher auf den Bau eines beinahe reifen Eies eingegangen werden. Das Ei der *Gobiiformes* ist wie das der übrigen Teleosteer von telolecithalem Bau. Der helle, homogene Kern liegt meistens in der Mitte der Eizelle oder ist mitunter etwas nach dem animalen Pol verschoben. Er sendet in das Eiplasma ebenfalls noch bruchsackartige Vorwölbungen, in denen meistens ein größerer Nucleolus liegt. Doch ist auf diesem Stadium ein Abschnüren derselben

nicht mehr zu beobachten. Die Lampenbürstenchromosomen sind zentral gelegen und stets deutlich erkennbar. Das Plasma des Eies ist mit Ausnahme eines schmalen, der Zona radiata anliegenden Bezirkes dicht mit Dotterkörnern gefüllt. Unter diesem liegt dann noch die Schicht der großen Fettkugeln, zwischen welchen sich stets größere oder kleinere Dotterkörner befinden. Die Dotterkörner sind, wie es bereits RETZIUS (1914) an den Eiern von *Gobius niger* gezeigt hat, von einem feinkörnigen Mitomgeflecht umsponnen. Die dotterlose, sehr schmale Rindenschicht ist fein gekörnt und erscheint nach Fixierung mit Susa als ein feines Netzwerk, das dünne plasmatische Fortsätze in die Kanälchen der Zona radiata sendet (Abb. 24, *Zr.*). Nach Färbung mit Azan ist sie meistens als hellbrauner Ring zu erkennen.

Die homogene Zona radiata ist von feinen Kanälchen durchzogen (Abb. 24, *Zr.*), deren Natur zum erstenmal physikalisch einwandfrei von BECHER (1928) bei *Salmo fario*, *Coregonus fera* u. a. festgestellt werden konnte. Sie dienen wahrscheinlich den Stoffwechselvorgängen zwischen den Follikelepithelzellen und dem Ei und erleichtern auch den Durchtritt von Teilen des GOLGI-Apparates der Follikelepithelzellen zum Eiplasma, wie es BHATTACHARYA, DAS und DUTTA (1921) an den Eiern einiger Teleosteer beobachtet haben und NARAIN (1930) es für diejenigen von *Ophiocephalus punctatus* annimmt. An der Zona radiata der *Gobiiformes* sind auch, wie bei derjenigen von *Salarias* (EGGERT 1929) eine äußere und eine innere Schicht zu unterscheiden. Die äußere Schicht ist sehr schmal und nur durch die starkere Farbung mit Eisenhämatoxylin zu erkennen. Sie besteht aus dicht nebeneinanderliegenden Kanälchen, die in der inneren Schicht weiter auseinanderstehen.

Das Ei ist in seinem Gesamtumfange von Follikelepithel eingehüllt, das nach außen von einer aus großen, polygonalen Zellen bestehenden, endothelähnlichen, bindegewebigen Lage (*Bf.*) umgeben ist, wie es bereits RETZIUS (1914) beschreibt. Das Follikelepithel setzt sich aus langgestreckten Zellen (*Fz.*) zusammen, die in der Aufsicht spindelförmig, im Querschnitt dagegen fast rechteckig oder trapezartig aussehen, wobei die Grundlinie des Trapezes der Außenschicht anliegt. Daß die Follikelepithelzellen nach der bindegewebigen Theca hin einen konischen Zellkörper besitzen, deren innere Zellausläufer als schmale Fäden nach der Zona radiata ziehen, wie es RETZIUS (1912) für die Eier von *Gobius niger* beschreibt, konnte ich nur bei *G. panizzae*, dagegen nicht bei *Bole-* und *Periophthalmus* beobachten.

Infolge ihrer umgekehrt trapezartigen Gestalt sind die Follikelepithelzellen durch Interzellularräume getrennt, die sich nach der Zona

radiata verbreitern. In ihnen liegen die Anheftungsfäden (Abb. 24 und 25, *Af.*), die im Querschnitt von ovaler Gestalt sind und sich besonders intensiv mit Eosin färben. Mitunter ist in ihnen nach Färbung mit Eisenhämatoxylin ein schwarzer Kern vorhanden, der aber sicher in keinem Zusammenhang mit dem feineren Bau der Fäden steht, sondern nur durch den Grad der Kontraktion bei der Fixierung bedingt ist. Die Anheftungsfäden sind als homogen anzusehen und weisen auch im Leben keine strukturellen Einzelheiten auf. Sie sind am animalen Pol befestigt, laufen nach dem vegetativen Pol einander ziemlich parallel und teilen

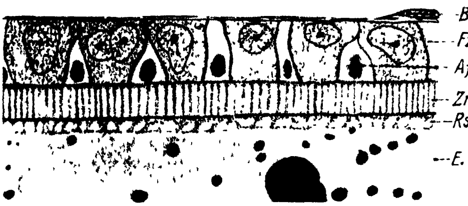


Abb. 24.

Abb. 24. Follikelepithel eines ausgewachsenen Eies von *P. chrysospilos*. Susa, Eisenhämatoxylin Säurefuchsin. Vergr. Zeiss Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 20 ×, Tblg. 152. Auf [illegible] verkl. *Af* Anheftungsfäden (quergeschnitten), *Bf* Bindegewebsfasern, *E* Eiplasma, *Fz* Follikelepithelzelle, *Rs* Rindenschicht des Eies, *Zr* Zona radiata.

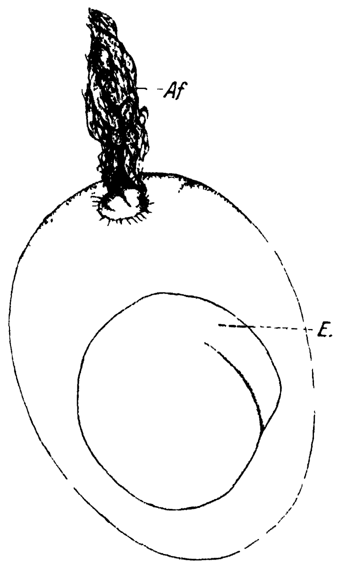


Abb. 25.

Abb. 25. Abgelaichtes Ei von *P. vulgaris*. Formol. Vergr. Zeiss Obj. A, Oc. 2, Tblg. 152. Auf 4/5 verkl. *Af* Anheftungsfäden, *E* Embryo.

sich mitunter an ihren Enden dichotom. Diese Fäden werden, ähnlich wie die Anheftungsfasern der Blenniiden (Champy und Gley 1922) und der Salariiden (Eggert 1929), von den Follikelepithelzellen gebildet, wie es bereits Retzius (1911) wahrscheinlich gemacht hat. Dagegen konnte ich nicht feststellen, ob jeder Faden von einer einzigen am animalen Pol gelegenen Zelle gebildet wird, so daß durch basales Wachstum die Spitze des Fadens nach dem vegetativen Pol geschoben wird, oder ob sich sämtliche einem Interzellularraum anliegenden Zellen am Aufbau beteiligen, so daß das in den Interzellularraum eintretende Sekret sich zu einem einheitlichen Faden zusammenlagert. Für letztere Anschauung spricht die dichotome Verzweigung der Fäden. Aber auch in diesem Falle müßte die Sekretbildung von einer am animalen Pol liegenden

Zelle ausgehen und die anderen Zellen müßten in der Reihenfolge vom animalen zum vegetativen Pol hintereinander das Sekret ausscheiden, damit ein völlig gleichmäßiger, im Querschnitt ovaler Faden gebildet wird. Andererseits bestände aber auch die Möglichkeit, daß die Hohlräume um die Anheftungsfäden durch Schrumpfung der Fäden bei der Fixierung entstanden sind. In diesem Falle würde die gleichzeitige Sekretbildung sämtlicher am Aufbau eines Fadens beteiligter Zellen ein ähnliches Ergebnis zeitigen. Keineswegs aber bestehen irgendwelche histologischen Hinweise für die Beteiligung der Zona radiata an der Bildung der Anheftungsfäden, wie es Eigenmann (1890) für die Eier von *Fundulus heteroclitus* annimmt.

Die Eier der *Gobiiformes* besitzen, wie diejenigen aller Teleosteer, am animalen Pol eine Micropyle, welche wahrscheinlich zuerst von Bruch (1856) am Salmonidenei beobachtet und in ihrer Bedeutung erkannt wurde. Obwohl sie bereits bei den Eiern von *Gobius minutus* Guitel (1892) beschrieben hat, ist sie Retzius (1911) bei seinen Untersuchungen an den Eiern von *G. niger* und *G. flavescens* entgangen. So mußte ihm das Eindringen der Spermatozoen in das Ei unerklarbar bleiben.

Da am animalen Pol auch die Anheftungsfaden ihren Ursprung nehmen, so bietet derselbe bei *Periophthalmus chrysospilos* ein eigenartiges Bild dar (Abb. 26). Die Micropylenöffnung liegt auf einer runden Kuppel, die von einem mehr oder minder kreisrunden homogenen Feld umgeben ist. Dieses Feld wird von langgestreckten, radiär angeordneten keulenförmigen Zellen umrahmt, welche durch homogen erscheinende Furchen getrennt sind. Die keulenformigen Zellen besitzen einen runden bis langgestreckten Kern, der sich stets im verdickten Ende befindet. Zwischen den Enden dieser Zellen, zwischen den Furchen, nehmen homogene Leisten ihren Ursprung, die zu einem Netzwerk miteinander verschmelzen. In den Maschen dieses Netzwerkes liegen polyedrische Follikelepithelzellen. Mit diesem Netzwerk, das mindestens drei hintereinander liegende Zellräume enthält, bleibt der Anheftungsapparat nach dem Follikelsprung mit dem Ei in Verbindung. Von der Peripherie dieses Ringes gehen die Anheftungsfäden aus, die an ihrer Basis in Follikelepithelzellen verankert sind.

Auch bei den von mir untersuchten *Gobius*-Arten zeigt die Anheftungsplatte im Prinzip denselben Bau, wie es nach Guitel (1892) ebenfalls bei *G. minutus* der Fall zu sein scheint. Nur ist z. B. bei *G. panizzae, G. auratus* u. a. zwischen der Kuppel mit der Micropylenöffnung und dem ringartig angeordneten Netzwerk, welches aus fünf bis sechs

Zellreihen besteht, eine breite, tiefer liegende homogene Zone eingeschoben. Diese weist in ihrem Querschnitt mitunter eine leicht gewellte Oberfläche auf. Es fehlen also den *Gobius*-Eiern die keulenartigen Zellen, welchen aber eine besondere Funktion nicht zuzukommen scheint.

Diese eigenartig gebaute Anheftungsplatte ist schon von Retzius (1914) bei *Gobius niger* näher beschrieben worden. Er gibt an, daß in derselben zerstreut längliche oder unregelmäßig geformte Löcher vorhanden sind, welche an der obersten Wölbung schwinden, so daß die

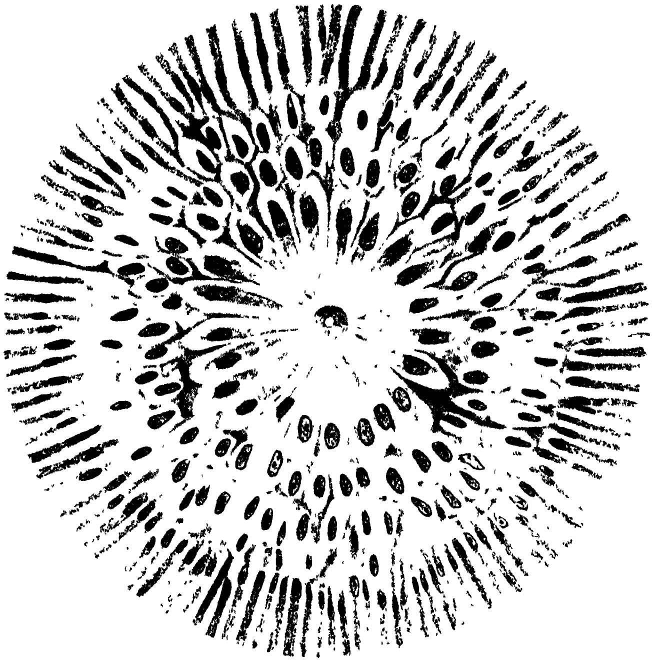


Abb. 26. Animaler Pol des Eies von *P. chrysospilos*. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. Zeiss Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 7 [illegible], Tblg. 152. Auf ½ verkl.

Platte in dieser Region keine besonderen Einzelheiten zeigt. Diese Beschreibung würde soweit also mit meinen Beobachtungen an den *Gobius*-Eiern übereinstimmen. Nur ist Retzius die Gesetzmäßigkeit in der Anordnung der Löcher, ebenso ihr Zusammenhang mit den Anheftungsfäden entgangen, weil er den animalen Pol wohl nur von der Seite her, nie aber in der Aufsicht beobachten konnte.

Einen ähnlichen Anheftungsapparat besitzen auch die Eier von *Kurtus gulliveri*, die näher von Guitel (1913) untersucht worden sind. Wieweit dieses jedoch für die Eier der Scomberesociden (*Belone vulgaris, Tylosurus, Hemiramphus* u. a.) (Hackel 1855), bei welchen die

Fäden als Schwebeeinrichtung dienen, und für diejenigen von *Fundulus* (EIGENMANN 1890) zutrifft, bedarf noch weiterer Untersuchungen.

Das eigentliche Reifestadium des Eies ist durch die Abtrennung des Protoplasmas in Gestalt des Keimhügels von dem Dotter gekennzeichnet, wie es zuerst von HIS (1873) eingehend dargelegt wurde. Auch RETZIUS (1911 und 1914) untersuchte genau die Verhältnisse bei *G. niger*, welche vollkommen mit denen von *G. panizzae* übereinstimmen, so daß ich aus diesem Grunde auf die Wiedergabe von Abbildungen verzichte. Wieweit diese Verhältnisse jedoch für die reifen Oocyten von *Bole-* und *Periophthalmus* zutreffen, kann ich nicht beurteilen. Ich möchte aber hervorheben, daß bei diesen Arten trotz Untersuchung zahlreicher Ovarien derartige Stadien nie gefunden werden konnten. Deshalb sollen die Verhältnisse am reifen Ei von *G. panizzae*, das lebend und auch konserviert beobachtet wurde, beschrieben werden.

Im reifen Ovarialei von *G. panizzae* strömt das Eiplasma, das in etwas jüngeren Eiern gleichmäßig über das ganze Ei verteilt und mit den Dotterkugeln und Fettropfen vermischt ist, nach dem animalen Pol. Es bildet hier den »Keimhügel«, in welchem der Kern liegt und in dem sich die Reifeteilungen und die Befruchtungsvorgänge vollziehen. Auch sind auf diesem Stadium in der mehr homogenen Grundmasse des Keimhügels die Mitomfaden als netzartiges Gebilde immer vorhanden.

Vom protoplasmatischen Keimhügel geht eine schmale Randschicht aus, die den gesamten Dotter umgibt. Ferner sendet er noch mehr oder minder lange Fortsätze in die ihm anliegende Dotterschicht, die hauptsächlich aus Fettropfen mit wenigen Eiweißdotterkörnern vermischt besteht und welche allmählich in die am vegetativen Teil des Eies liegende reine Eiweißdotterschicht übergeht.

Während also die Trennung der beiden protoplasmatischen Komponenten nicht scharf ist, ist zwischen dem Keimhügel und der Dottermasse immer eine deutliche Grenze vorhanden, die auch durch die plasmatischen Fortsätze nicht verwischt wird.

Diese Trennung der plasmatischen Bestandteile des Eies tritt bereits vor der Befruchtung und der Eiablage ein, so daß im Gegensatz zu HIS (1873) mit RETZIUS (1914) diese Faktoren nicht als direkte Ursachen der Plasmatrennung bei den *Gobius*-Eiern angesehen werden dürfen. Vielmehr muß sie wahrscheinlich als eine, von dem Kern beeinflußte Vorbereitung zur Reifeteilung und Befruchtung aufgefaßt werden.

Durch Platzen des Follikelepithels wird das Ei frei und tritt durch den Eileiter nach außen. Die Befruchtung findet bei allen *Gobius*-Arten,

wie es auch GUITEL (1892) für *G. minutus* und RETZIUS (1914) für *G. niger* angeben, wahrscheinlich äußerlich statt. Eine innere Befruchtung ist nur bei den *Periophthalmus*-Arten beobachtet worden (HARMS 1929). Die Embryonen machen bei letzteren ihre erste Entwicklung im Ovar durch. Die Eier werden erst dann abgelegt, wenn die Medullarrinne der Embryonen geschlossen ist. Diese Ovoviviparität ist wohl durch die Lebensweise auf dem Lande zu erklären.

Über das Eindringen der Spermatozoen in das Ei der *Gobiiformes* und seine Befruchtung bestehen noch teilweise Unklarheiten, die ich an meinem Material ebenfalls nicht beseitigen konnte. Über die Befruchtungsvorgänge bei *Boleophthalmus* können überhaupt keine Angaben gemacht werden.

Gobius panizzae legt die Eier, ähnlich wie *G. minutus* (GUITEL 1892), an der Decke kleiner Höhlen ab, die durch Steine und andere feste Gegenstände gebildet werden. Das Weibchen wird, wie es GUITEL ausführlich beschreibt, vom Männchen in das Nest getrieben und laicht hier die Eier ab, während das Männchen als Wächter am Eingang bleibt. Dabei preßt sich das Weibchen mit der zu einem Saugnapf umgewandelten Bauchflosse an der Decke fest, stellt die Urogenitalpapille schräg zur Unterlage und entleert die Ovarien durch Pressen der Bauchmuskulatur und Kontraktion des Ringmuskels des Eileiters. Die Eier kleben sofort mit dem animalen Pol fest; sie sind zunächst noch über der ganzen Decke verstreut. Erst wenn ein Teil der Eier abgelaicht ist, tastet das Weibchen die Unterlage mittels der Urogenitalpapille ab, um noch unbesetzte Stellen fur weitere Eier zu finden. Dadurch entsteht dann eine dicht nebeneinander gelagerte Schicht von Eiern. Von Zeit zu Zeit kommt das Männchen hinzu und befruchtet sie. Den Angaben GUITELS ist zu entnehmen, daß die Befruchtung der Eier erst dann stattfindet, wenn sie angeheftet sind. Wenn auch eigene Beobachtungen mir nicht zur Verfügung stehen, so glaube ich doch annehmen zu müssen, daß die Eier sofort nach dem Verlassen der Urogenitalpapille und vor der Anheftung von den frei im Wasser befindlichen Spermatozoen befruchtet werden, die ja im Vergleich zu denjenigen anderer Teleosteer eine sehr lange Lebensdauer besitzen. Denn ein Eindringen der Spermatozoen in ein angeheftetes Ei halte ich für unmöglich, da einmal das Ei mit dem animalen Pol fest der Unterlage ansitzt, und ferner die zahlreichen, ein dichtes Knäuel bildenden Anheftungsfäden ein für die Spermatozoen undurchdringliches Gewirr darstellen, besonders für den Fall, daß die Eier dicht nebeneinander liegen.

Nach dem Laichakt verläßt das Weibchen sofort die Höhle, und die Brutpflege wird allein vom Männchen ausgeführt, das wütend das

Nest gegen andere Fische, besonders aber auch gegen Crustaceen, verteidigt. Häufig veranlaßt es später noch andere weibliche Tiere zur Eiablage in demselben Nest, so daß meistens verschiedene Entwicklungsstadien nebeneinander zu finden sind.

Ähnlich geht auch die Eiablage in kleinen Behältern vor sich. So konnte ich ein Weibchen von *G. panizzae* beobachten, das während der Eiablage gefangen wurde und sie in einer kleinen Glasschale fortsetzte. Da die Wände derselben zu niedrig waren, ebenso kein höhlenartiger Einbau hergestellt werden konnte, so heftete sich das Weibchen am Boden der Schale fest. Die Urogenitalpapille wurde schräg zur Unterlage gestellt, und im Laufe von 1—2 Minuten wurde ein Ei aus der Geschlechtsöffnung gedrückt. In den meisten Fällen erschien zuerst der animale Pol, so daß das Ei nur leicht gegen die Unterlage gedrückt zu werden brauchte, um sofort richtig anzuheften. Kam das Ei mit dem vegetativen Pol heraus, so klebten erst einige Fäden fest. Durch Verkürzung derselben und Anheften der anderen rückte dann das Ei schließlich sehr schnell in seine endgültige Lage. Häufig erschienen mehrere Eier dicht hintereinander. Die Anheftungsfäden waren in diesem Falle mit denjenigen der darauffolgenden Eier stark verwickelt. Doch kamen auch hierbei die Eier in ihre normale Stellung zur Unterlage.

Infolge der Fähigkeit der homogenen Fäden, im Wasser aufzuquellen und eine klebrige Konsistenz besonders an den Enden anzunehmen, heften sie sofort automatisch an der Unterlage fest. Das Samenblasensekret spielt bei der Anheftung keine Rolle, wie es folgende Versuche zeigen.

Laichreifen Weibchen wurden die Eier entnommen, die teilweise bereits beim Öffnen des Ovars frei im Ovarialsack angetroffen wurden. Die Eier wurden zunächst in physiologische Kochsalzlösung (0,6%ig) gebracht. Sie bleiben gänzlich unverändert. Die Fäden sind lang ausgebreitet und liegen wirr durcheinander, ohne zu verkleben. Bei der Bewegung der Kochsalzlösung flottieren sie und verquellen nicht, auch wenn sie bis zu 2 Stunden in der Lösung bleiben. Nur die Eimembran quillt auf; bei reifen Eiern so stark wie bei normal in Seewasser abgelegten.

Ferner wurden Eier, die dem Ovar desselben Weibchens entnommen waren, in Zisternenwasser gebracht, das keinen Salzgeschmack aufwies. Die Fäden verquellen stark und kontrahieren sich. Sie werden steif und stehen gestrüppartig vom animalen Pol ab. Bei Bewegung des Wassers biegen sie schwach hin und her, ohne zu flottieren. Die Eihülle nimmt eine ovale Form an, und nach 10 Minuten hat sich eine Schicht

von Perivitellin gebildet, die ebenso dick ist wie die Eimembran selbst. Dasselbe Ergebnis zeitigte auch ein Versuch mit destilliertem Wasser.

In einem weiteren Versuch wurden die laichreifen Eier in Seewasser gebracht. Die Fäden kleben sofort an der Unterlage an und sind durch einen kräftigen Wasserstrahl aus einer Pipette nicht mehr loszulösen. Dasselbe tritt auch mit den Eiern ein, welche bereits 1 Stunde in physiologischer Kochsalzlösung aufbewahrt worden waren.

Aus diesen Versuchen, die mehrere Male mit denselben Ergebnissen wiederholt wurden, geht hervor, daß reife Eier sich sofort anheften, wenn sie in Seewasser gebracht werden. Da sie in Zisternen- und auch destilliertem Wasser sich nicht anheften, so müssen die im Meerwasser gelösten Salze bzw. ihre Ionen bei der Anheftung eine Rolle spielen. Doch konnten Untersuchungen über die Wirkung verschiedener Ionen nicht ausgeführt werden, da bei einem zweiten Aufenthalt in Krk (Mitte Juni 1930) nicht mehr genügend laichreife *Gobius*-Weibchen anzutreffen waren.

Zur Prüfung der Frage, ob dem Samenblasensekret eine Bedeutung bei der Anheftung der Eier zukommt, wurde einem Männchen mit einer Pipette aus den Endkammern der Samenblase Sekret entnommen. Dieses wurde in geringer Menge der physiologischen Kochsalzlösung beigegeben, in der sich ein Teil der in den ersten Versuchen benutzten Eier befand. Auch in diesem Falle erfolgte keine Anheftung der Eier, woraus zu schließen ist, daß das Samenblasensekret für die Anheftung keine Bedeutung besitzt. Vielleicht käme eine Beteiligung an der Anheftung bei Vorhandensein bestimmter Ionen in Betracht, wenn auch die Versuche, bei welchen dem Seewasser Samenblasensekret zugesetzt wurde, keine entsprechenden Hinweise gaben. Doch möchte ich trotzdem nicht diese Untersuchung für spezielle, sondern nur für die allgemeinen, ökologischen Faktoren (das Meerwasser in seiner Gesamtheit) als abgeschlossen ansehen.

Das abgelaichte Ei besitzt die Gestalt einer Kugel, die von der schmalen, gleichmäßig starken Zona radiata umgeben ist (Abb. 27a). Ungefähr 10 Minuten nach dem Ablaichen beginnt das Aufquellen der Eimembran, welche sowohl bei befruchteten als auch bei laichreifen unbefruchteten Eiern in derselben Weise erfolgt.

Die Quellung geht durch Adsorption des Wassers vor sich, wobei die perivitelline Schicht gebildet wird. Ihr Volumen nimmt mit dem Aufquellen des Eies derart zu, daß es, wie Bogucki (1928) zeigte, ungefähr gleich ist der Differenz zwischen dem Anfangs- und Endvolumen des Eies.

Infolge der Anwesenheit der Micropyle in der Zona radiata erfolgt, obwohl sie durch die Befruchtungsmembran verschlossen ist, das Eindringen des Wassers und seine Adsorption zuerst am animalen Pol. An dieser Stelle dringt auch eine Lösung von Kongorot ein, während die übrige Eimembran für diese Lösung undurchlässig ist.

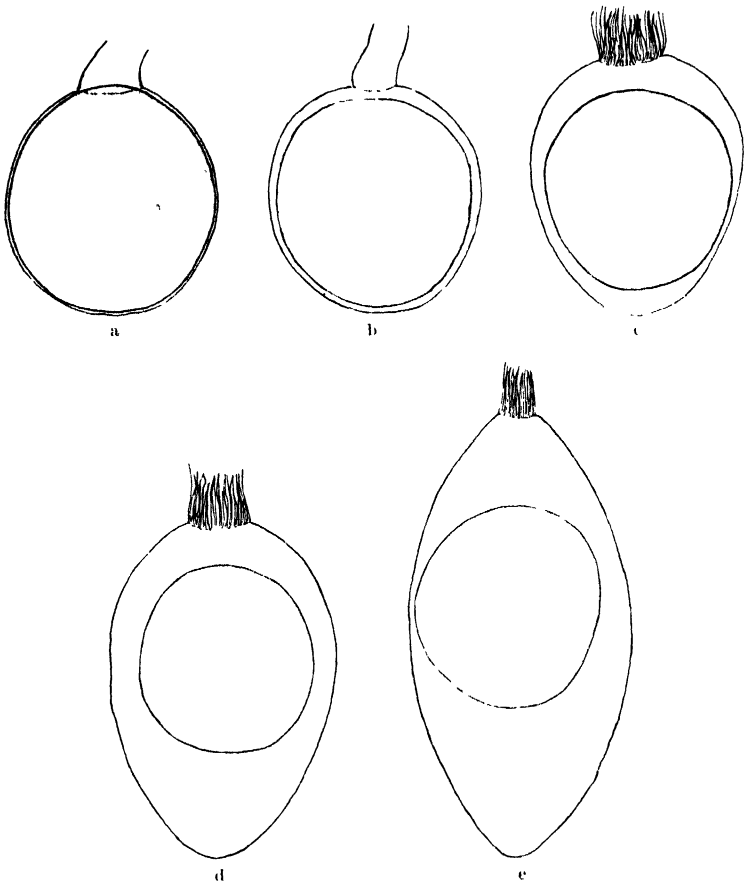


Abb. 27. Das Aufquellen der Gallerthülle des Eies von *Gobius panizzae* a) Frisch abgelaichtes Ei, b) 16 Minuten nach dem Ablaichen, c) 24 Minuten nach dem Ablaichen, d) 40 Minuten nach dem Ablaichen, e) 80 Minuten nach dem Ablaichen (Aufquellen der Gallerthülle beendet)

Die Bildung des Perivitellins erfolgt zuerst am animalen Pol (Abb. 27 b) und schreitet nach den Seiten gleichmäßig fort. Im Verlauf von 5 Minuten ist sie bereits am vegetativen Pol festzustellen. Doch ist die animale Seite am starksten aufgequollen, während die Eimembran nach dem vegetativen Pol zu zunächst immer schmäler wird, um in der Gegend desselben nur eine minimale Quellung zu zeigen, wie es aus

Abb. 27c zu ersehen ist. Nach weiteren 8 Minuten ist bereits eine verstärkte Bildung des Perivitellins am vegetativen Pol eingetreten, so daß das Ei die Gestalt eines an der Spitze und der Grundfläche stark abgerundeten Kegels besitzt. Am stärksten ist die perivitelline Schicht noch am animalen Pol ausgebildet, etwas schwächer am vegetativen Pol, während die Verbindungszone der Pole nur wenig an Dicke zugenommen hat. Im Verlauf der nächsten 16 Minuten tritt eine starke Verdickung des vegetativen Poles ein, so daß das Ei die Gestalt eines unregelmäßigen Ellipsoides annimmt (Abb. 27d). Ob diese starke Verdickung durch erhöhte Wasseraufnahme von der animalen oder der vegetativen Seite erfolgt, ist nicht einwandfrei festzustellen. Doch halte ich letzteres für wahrscheinlicher, da bei Eiern, die das vorher beschriebene Stadium erreicht hatten, auch die Eimembran des vegetativen Pols für Neutralrot durchlässig war, während die mittlere Region auch weiter für diese Lösung undurchlässig ist. Durch diese stärkere Imbibitionsfähigkeit der Eihülle an den Polen nimmt das Ei im Laufe von 40 Minuten seine endgültige Gestalt an (Abb. 27e). Es stellt ein Ellipsoid dar, dessen Längsachse schwach spitz ausgezogen ist.

Wie die Perivitellinbildung dagegen bei *G. quagga* erfolgt, dessen Eier eine birnenartige Gestalt besitzen, konnte nicht näher untersucht werden. Bei diesen Eiern ist die animale Seite stark verbreitert, während das schmale Ende nach unten gerichtet ist. Ob in diesem verschmälerten Teil der Kopf des Embryos liegt, war nicht mit Sicherheit festzustellen, da der Embryo bei der geringsten Bewegung des Eies verschoben wird. Deshalb halte ich es für wahrscheinlicher, daß die Lage des Embryos, der sich auf den untersuchten Stadien bereits stark bewegte, ebenfalls eine dorsoventrale ist, d. h. der Rücken bzw. der Kopf nach oben liegt, also an der Anheftungsseite.

Die Eier von *Periophthalmus chrysospilos* und *P. vulgaris* sind hühnereiförmig. Bei ihnen ist die animale Seite der Eihülle stark verdickt, während die vegetative Spitze nur etwas stärker als die Seitenfläche ist. Bei diesen Tieren konnte ebenfalls die Eiablage nicht beobachtet und somit das Aufquellen des Eies nicht näher verfolgt werden.

6. Das jahreszyklische Verhalten der männlichen und weiblichen Keimdrüsen von Periophthalmus *chrysospilos* im Vergleich mit demjenigen einiger Teleosteer der holarktischen Zone.

Bevor auf das jahreszyklische Verhalten der Geschlechtsorgane näher eingegangen wird, soll zunächst auf das Geschlechtsverhältnis bei *Periophthalmus chrysospilos* hingewiesen werden. Dabei werden nur

die bei Batavia gefangenen Tiere berücksichtigt, da von Sumatra zu wenig Material vorliegt, das außerdem von mehreren Fundorten herstammt.

Wie Tabelle 1 zeigt, kommen bei dieser Art bei Berücksichtigung aller Fänge auf 414 Weibchen 371 Männchen, also auf 100 Weibchen 89,6 Männchen, was ein Geschlechtsverhältnis von 52,7% zu 47,3% ergibt. Sicher würden sich bei einem noch größeren Material die beiden Zahlen ausgleichen, so daß man mit hoher Wahrscheinlichkeit für *Periophthalmus chrysospilos* bei Batavia ein Geschlechtsverhältnis von 1 : 1 annehmen kann. Diese Annahme würde mit den Angaben über das Geschlechtsverhältnis einiger Teleosteer übereinstimmen, welche bei Massenfängen ermittelt wurden. So erhielt EIGENMANN nach Mitteilung von GEISER (1924) bei einem einmaligen Fangzug bei den Barbadosinseln 2070 Individuen von *Lebistes reticulatis*, unter welchen sich 520 Männchen und 630 Weibchen befanden. Bei 950 Tieren konnte wegen ihrer geringen Größe äußerlich das Geschlecht nicht bestimmt werden. EVERMANN und MEEK (1897) fanden unter 1402 Exemplaren von *Oncorhynchus tschawytscha*, welche auf einem Laichplatz im Alturasee gefangen wurden, 683 Männchen und 714 Weibchen; bei *Oncorhynchus keta*, bei aufsteigenden Tieren, stellte SOLDATOV unter 9057 Individuen 46,5% Weibchen und 53,5% Männchen fest. Bei zahlreichen Teleosteern ist jedoch bei erwachsenen Tieren eine starke Verschiedenheit in der Zahl der Geschlechter vorhanden, welche zu den verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Fangplätzen nach der männlichen oder weiblichen Seite stark verschoben sein kann, wie es FRANZ (1909) eingehend bei *Pleuronectes platessa* aus der Nordsee dargelegt hat. Auch die stärkere Sterblichkeit eines Geschlechtes kann zu einem sehr starken Überwiegen der Männchen bzw. Weibchen beitragen, wie es GEISER (1924) zeigen konnte. Bei *Gambusia holbrooki* fand er in vier Würfen, von welchen er 94 Tiere bis zur Feststellung des Geschlechtes aufziehen konnte, 46 Männchen und 48 Weibchen. Dagegen wies ein Fang von Tieren derselben Art, welche aus Beaufort N.C. stammte, unter 693 Individuen 257 Weibchen auf 100 Männchen und ein anderer Fang aus derselben Gegend unter 796 Tieren 775 Weibchen auf 100 Männchen auf. EIGENMANN (1909) erhielt unter 669 Individuen von *Poecilia parae* auf 100 Männchen 136 Weibchen, und unter 138 Tieren auf 100 Männchen 362 Weibchen. Kleinere Fänge — wie letzteres Beispiel — und Aquarienzuchten haben mitunter noch stärkere Unterschiede in der Zahl der Geschlechter ergeben. Doch können diese bei der Betrachtung dieses Problems nicht herangezogen werden, da besonders durch letztere

infolge anormaler Bedingungen und starker Inzucht Faktoren in die Fragestellung gebracht werden, welche heute erst zum geringsten Teil erfaßt sind. Daß aber noch andere Umwelt-, besonders aber Innenweltfaktoren bei der teilweise labilen Geschlechtskonstitution der Teleosteer eine Rolle spielen können, zeigen die Untersuchungen von Mršić (1923), welcher bei der Regenbogenforelle durch Überreife eine Umwandlung eines Teiles der Weibchen zu Männchen erzielen konnte.

Wieweit nun diese Faktoren bei der Untersuchung über das Geschlechtsverhältnis einzelner Fänge von *P. chrysospilos* eine Rolle spielen, bedarf noch eingehender Untersuchungen. Hier soll nur angeführt werden, daß eine verschiedene Lage des Fundortes nicht von Bedeutung ist. Denn die Tiere wurden fast alle auf dem Mangrovestrand an der linken Molenseite von Batavia (siehe Harms 1929) im Bereiche eines Abschnitts von ungefähr 500 m Länge gefangen. Die rechte Molenseite kam nicht in Frage, da hier besonders *Boleophthalmus boddaerti* sehr zahlreich vorhanden war, welcher die auf diese Seite herübergewanderten *P. chrysospilos* wohl immer wieder verdrängt. Auch konnte eine jahreszeitlich bedingte Wanderung nicht beobachtet werden. Dies ist auch sehr unwahrscheinlich, da *P. chrysospilos* bei Batavia sich nur auf einem ganz bestimmten Mangroveschlamm aufzuhalten pflegt, dessen physikalisch-chemische Natur nicht näher bekannt ist. Wanderungen, sowohl aktive als auch passive, welche der Ausbreitung der Art dienen, und die wahrscheinlich vor sich gehen, spielen bei der jährlichen Geschlechtsverteilung kaum eine Rolle, da sie sicherlich viel zu langsam fortschreiten, als daß sie von Bedeutung wären. Wahrscheinlich nehmen an ihr aber auch nur wenige Individuen teil, deren Wanderungen sich über das ganze Jahr verteilen werden. Das starke Überwiegen der Männchen in den Fängen vom 17.—22. X. ist dagegen wohl auf das versteckte Brüten der Weibchen zurückzuführen, worauf bereits Harms (1929) hinweist. Denn während dieser Zeit wurden nur junge, auf dem freien Mangroveschlamm sich aufhaltende Weibchen gefangen, da die Laichstätten damals noch nicht bekannt waren. Erst bei späteren Fängen, die größtenteils von Eingeborenen ausgeführt wurden, als eine größere Anzahl von Tieren gebraucht wurde, mußte ihnen auch in ihren Verstecken nachgegangen werden, wodurch teilweise der stärkere Überschuß an Weibchen zu erklären ist. Ferner spielt auch die Erscheinung eine Rolle, daß die Weibchen mit voll entwickelten Ovarien nicht so flink sind wie die Männchen, so daß sie von den Eingeborenen natürlich zuerst gefangen wurden. Ein getrenntes Fangen der Geschlechter konnte nicht eingeführt werden, da das Erkennen der sekundären Geschlechtsmerkmale bei einem

auf der Flucht sich befindlichen Tier nur in den seltensten Fällen möglich ist.

Ob das annähernde Geschlechtsverhältnis von 1 : 1 für die jungen Tiere zutrifft, bedarf noch erneuter, an einem großen Material angestellter Untersuchungen. Wahrscheinlich ist aber zunächst ein stärkeres Überwiegen der Weibchen vorhanden. Denn das Auftreten von Oocyten im Hoden eines erwachsenen Männchens von *P. chrysospilos* weist auf das Vorhandensein einer Geschlechtsumkehr hin. Diese Vermutung wurde auch bei der Untersuchung der Geschlechtsorgane junger Tiere von *P. vulgaris* aus Bantam bestätigt, bei welcher Rasse eine Geschlechtsumkehr (juvenile Intersexualität) von ♀→♂ festgestellt werden konnte, die histologisch in derselben Weise wie bei den Anuren (*Rana esculenta*, *R. temporaria*, *Bufo vulgaris* u. a.) vor sich geht. Doch soll auf diese Vorgänge in einer späteren Veröffentlichung zurückgekommen werden.

Nach diesen Ausführungen über das Geschlechtsverhältnis soll das jahreszyklische Verhalten der Geschlechtsorgane behandelt werden. Hierfür erweist es sich als notwendig, die Befunde ausführlich in Form einer Tabelle zu bringen (Tabelle 2 und 3), damit sie ähnlichen Untersuchungen zum Vergleich dienen können. Es ist hierbei nur die Differenzierung der Keimzellen berücksichtigt. Auf die Angabe von Größe und Gewicht der Gonaden mußte verzichtet werden, weil sie mit verschiedenen Fixierungsgemischen behandelt und teilweise im Tier in ihrer natürlichen Lage, teilweise nach Herauspräparation und Anschneiden konserviert waren.

In der Gruppeneinteilung der Oocyten habe ich mich nach den Angaben von Mayenne (1927) gerichtet, welcher sie für seine jahreszyklischen Untersuchungen des Ovars bei *Perca fluviatilis* brauchbar gefunden hat. Da sich jedoch einige Abänderungen als notwendig ergeben, weil Mayenne das bei *Perca* besonders differenzierte Follikelepithel stark berücksichtigt, so soll zunächst eine Erklärung der angewandten Abkürzungen gegeben werden.

Mit O sollen die ruhenden oder sich in Teilung befindlichen Oogonien bezeichnet werden, zwischen welchen eine Trennung bei dem tropischen Material sich nicht als notwendig erwies, wie es dagegen wohl bei der genaueren Untersuchung des Keimdrüsenzyklus der holarktischen Teleosteer durchgeführt werden müßte. Die Oocyten der ersten Wachstumsperiode, die besonders durch die Vorgänge im Kern und durch die Ausbildung des Balbianischen Körpers charakterisiert sind, sind unter A zusammengefaßt. Dasjenige Stadium, welches mit der großen Wachstumsperiode beginnt und mit Erreichen der maximalen Basophilie ab-

schließt, soll mit B abgekürzt werden. C bedeutet das Stadium von Beginn des Schwindens der Basophilie bis zum Sichtbarwerden des BALBIANIschen Körpers als große kompakte Kugel (bei Fixierung mit Susa, Sublimat-Eisessig u. a.), wobei ein Zerfall des großen kompakten Nucleolus und Wanderung der Teilstücke an die Peripherie stattfindet. Das Auftreten der ersten Fettropfen — bei gewöhnlicher Konservierung als Vakuolen erkennbar — ist Stadium D, während E durch das Auftreten von Eiweißdotter gekennzeichnet ist. Das laichreife Ei, das vollständig mit Eiweißdotter gefüllt ist, wird mit F bezeichnet. Unter G sind alle Stadien vom befruchteten Ei bis zur Ablage des die Embryonen enthaltenden Eies zusammengefaßt, da eine Aufteilung dieser Stadien für die allgemeine Betrachtung, soweit sie nach dem untersuchten Material erfolgt ist, sich nicht als notwendig erwiesen hat.

Eine solche Einteilung ist für die verschiedenen Entwicklungsstadien der männlichen Geschlechtsprodukte nicht notwendig. Vielmehr wurden die Hoden nur nach dem Vorhandensein von Spermatogonien, Spermatocyten, Spermatiden und Spermatozoen beurteilt. Eine Trennung letzterer in freie Spermatozoen und solche, die sich noch in Cysten befinden, wie es VAN OORDT (1924) bei *Gasterosteus pungitius* vornimmt, wurde nicht durchgeführt. Denn dieser Prozeß geht bei den untersuchten *Periophthalmus*-Arten so schnell vor sich, daß eine scharfe zeitliche Trennung dieser beiden Stadien nicht einwandfrei durchführbar ist.

Ferner ist zu bemerken, daß in den ersten Spalten der Tabelle 1 als juv. nur solche Tiere bezeichnet werden, die an ihrer Größe erkennen ließen, daß sie wahrscheinlich in der progressiven Phase stehen. Bei der histologischen Untersuchung stellte es sich dagegen heraus, daß noch einzelne Individuen, die bereits eine Länge von 6,3 cm erreicht hatten, nach dem Zustand des Ovars ebenfalls als in der progressiven Phase stehend angesehen werden mußten, wie aus der letzten Zeile von Tabelle 1 zu ersehen ist.

Erstrecken sich auch die Untersuchungen über das jahreszyklische Verhalten der Keimdrüsen und somit der Fortpflanzung nur auf Fänge, die in der Zeit vom 13. IX. 1926 bis Ende Februar 1927 bei Batavia und vom 5. II. bis Mitte März 1929 bei Belawan gemacht wurden, so glaube ich doch die Ergebnisse auf das ganze Jahr verallgemeinern zu dürfen, da VAN KAMPEN (1910) ähnliche Erscheinungen für Amphibien (*Bufo melanostictus*) beobachten konnte.

Zusammenfassend ergibt sich, daß die Erscheinung einer ausgesprochenen Periodizität der Laichzeit bei *P. chrysospilos* und *P. vulgaris* nicht vorhanden ist. Vielmehr können die Tiere zu jeder Jahreszeit

laichen, wahrscheinlich sogar, nach dem schnellen Verlauf der Entwicklung der Keimzellen zu schließen, mehrere Male im Jahre. Es müssen also zu jeder Zeit sämtliche Wachstums- und Reifungsstadien des Eies zu finden sein, was aus der Tabelle 2 für solche Tiere, die befruchtete Eier besitzen, allerdings wegen der geringen Zahl der Tiere nicht einwandfrei hervorgeht. Wie bereits betont, ist letzteres sicher auf das versteckte Brüten der Weibchen zurückzuführen. Denn junge Tiere, die bereits nach der Metamorphose stehen, sind jederzeit zu finden, wenn man nur mit dem Gelände und den Lebensgewohnheiten der Tiere genügend vertraut ist.

Für das Ovar dieser Tiere ist charakteristisch, daß in ihm fast sämtliche Entwicklungsstadien des Eies angetroffen werden können. Stets sind in Teilung befindliche Oogonien ,wenn auch in verschieden großer Zahl, und Oocyten bis Stadium D, vereinzelt bereits Anfangsstadien von E vorhanden, wenn Stadium F voll ausgebildet ist. Zuweilen können die Anfangsstadien von E auch fehlen. Ist dagegen E nicht voll entwickelt, so sind sämtliche anderen Stadien vorhanden, wenn auch mitunter nur in geringer Menge. Befinden sich im Ovar Embryonen in den ersten Anfängen der Entwicklung, dann fehlen vollständig normale, ausgewachsene Eier; die nicht befruchteten ausgewachsenen Oocyten zeigen stets Degenerationserscheinungen. Tritt dagegen bei den Embryonen bereits Verschluß der Medullarrinne ein, so treten, wenn auch sehr spärlich, bereits Anfangsstadien von F auf.

Dieselben Erscheinungen sind auch an den männlichen Keimdrüsen wahrzunehmen. In den Hoden sind ebenfalls, wenn auch in verschiedener Zahl, meistens alle Stadien der Spermatogenese vorhanden. Nur wenn die Hodenkanälchen vollständig mit Spermatozoen gefüllt sind, können die Spermatiden fehlen oder nur in ganz geringer Menge auftreten. Bei der Befruchtung wird gewöhnlich nur ein Teil der Spermatozoen ausgestoßen, während die im Hoden zurückbleibenden Spermatozoen nicht degenerieren, sondern bei späteren Begattungen entleert werden. Nur in wenigen Fällen konnte eine Degeneration einzelner der in den Samenkanälchen zurückgebliebenen Spermatozoen festgestellt werden.

Entsprechend diesen Vorgängen im Hoden ist auch in der Samenblase eine Scheidung von sekretorischer und Ruhephase nicht möglich. Es sind stets sezernierende Zellen vorhanden, deren Zahl dann am geringsten ist, wenn die Hodenkanälchen hauptsächlich Spermatozoen enthalten. In dieser Zeit sind die Samenblasenkammern prall mit einem homogenen Sekret gefüllt, das bei der Begattung nur teilweise, wahrscheinlich der Menge der Spermatozoen entsprechend, aus-

gestoßen wird. In den Kammern liegen stets Sekretmassen, wenn auch kurz nach der Begattung das Sekret am stärksten aufgelockert und in minimaler Menge vorhanden ist.

Auch bei anderen Ordnungen des Tierreichs der tropischen Gebiete ist das Fehlen einer jahreszeitlichen Periodizität weit verbreitet. So gibt VAN KAMPEN (1910) an, daß »die Zeit der Eiablage der javanischen Amphibien nicht bestimmt ist, und sie kann jederzeit stattfinden, wenn nur eine hinreichende Wassermenge vorhanden ist. Daher kommt es, daß z. B. die Larven von *Calula baleata*, die nur bei Regenwetter zutage kommt und ihre Eier in durch Regen entstandene Wasseransammlungen absetzt, nur oder jedenfalls hauptsächlich in der Regenzeit (auf Java etwa von November bis April) gefangen werden; die Larven anderer Arten, die weniger wählerisch sind (namentlich *Bufo melanostictus*), findet man aber in Batavia das ganze Jahr hindurch«. Ähnliches gilt auch für Arthropoden, z. B. für den Skorpion *Hormurus australasiae* (siehe PFLUGFELDER 1930), für *Uca signatus* in Batavia (VERWEY 1930) u. a., worüber aber noch weitere Untersuchungen angestellt werden müßten.

Dieses Fehlen der Periodizität im Jahresablauf ist für *Periopthalmus* wohl auf die nur in geringen Grenzen schwankenden Umweltfaktoren zurückzuführen. Denn nach KÖPPEN (1923) ist der hervorragendste Zug des Tropenklimas die Einförmigkeit. »Klar und still der Morgen, mit Steigen der Sonne nehmen die Haufenwolken zu und erwacht der Wind, am Nachmittag klatscht ein Regenguß auf das dichte Laubdach, zur Nacht aber lösen sich die Wolken wieder auf. So ist es zu Batavia während des größeren Teiles des Jahres; in der eigentlichen Regenzeit, im Januar und Februar, fällt der meiste Regen in den späteren Nachtstunden, am wenigsten am Mittag.« Die wahre 24stündige Mitteltemperatur für das Jahr beträgt in Batavia (10 m üb. M.) 26°; für die wärmsten Monate Mai und Oktober 26,5° und für die kältesten Monate Februar und Juli 25,4° und 25,8°. Die vieljährigen Mittel der in jedem Jahr beobachteten höchsten und niedrigsten Temperatur sind 33° und 20°. Die Bewölkung für den trübsten und heitersten Monat beträgt im Januar 74% und im August 41%, und die mittlere relative Luftfeuchtigkeit in Prozenten der Sättigung ist für den durchschnittlich feuchtesten und trockensten Monat 87% für Januar und 78% für September.

Da auch der Lebensraum während der Beobachtungszeit annähernd derselbe geblieben ist, wenn man von den täglichen Erscheinungen der Ebbe und Flut absieht, welcher die Tiere folgen bzw. ausweichen, und da die Tiere jederzeit reichlich mit Futter versehen sind, so ist ohne

weiteres verständlich, daß die Umweltfaktoren in ihren gesetzmäßigen sehr geringen jährlichen Schwankungen von geringer Bedeutung für die Lebensäußerungen dieser Tiere sind. Sie werden größtenteils durch die Innenweltfaktoren abgelöst, welche hier allein die auslösenden Faktoren für die Aktivität des Individuums darstellen. Es sind somit, wie es besonders von SCHIMPER (1898) für die Periodizität des Pflanzenlebens in den Tropen betont wird, in dem gleichmäßigen Klima die inneren Ursachen für den Wechsel von Perioden der Ruhe und der Aktivität allein maßgebend.

Im Gegensatz zu den *Periophthalmus*-Arten der Großen Sundainseln — wieweit diese Schlüsse auf andere Teleosteer dieser Gebiete erweitert werden dürfen, müßte für jeden Fall besonders geprüft werden —, zeigen die Geschlechtsorgane der Teleosteer der paläarktischen und nearktischen Zone ein ganz anderes Bild im jahreszyklischen Ablauf. Hierüber liegen mehrere Arbeiten vor, deren Ergebnis in Abb. 28 für das Ovar und Abb. 29 für den Hoden graphisch dargestellt sind. Als Grundlagen dienten für das Ovar die Untersuchungen von FRANZ (1909) an *Pleuronectes platessa* (Nordsee), MAYENNE (1927) an *Perca fluviatilis* (Tzaritzino bei Moskau) und von HANN (1916) an *Cottus bairdii* (Ann Arbor, Michigan, ausgeführt 1924/1925). Für die Darstellung des jahreszeitlichen Ablaufs im Hoden wurden folgende Arbeiten benutzt: FOLEY (1926) an *Umbra limi* (Madison-, Mendota- und Wingrasee), VAN OORDT (1924) an *Gasterosteus pungitius* (Rotterdam, 27. XII. 1922 bis 5. X. 1923), TURNER (1923) an *Perca flavescens* (Mendotasee bei Madison, Wisconsin- und Michigansee bei Milwaukee, 1. V. 1915 bis 1. X. 1917), KULAEV (1927) an *Perca fluviatilis* (Tzaritzino bei Moskau, 9. VI. 1924 bis 8. VIII. 1925) und HANN (1926) an *Cottus baerdii* (Ann Arbor, Michigan 1924/1925). Die Arbeiten von GEISER (1922 und 1924) an *Gambusia holbrooki* und COURRIER (1922) an *Gasterosteus aculeatus* konnten nicht zum genauen Vergleich herangezogen werden, da sie zu allgemein gehalten sind.

Wie aus dieser Aufzählung ersichtlich ist, erstrecken sich die Untersuchungen nur auf Frühjahrslaicher, so daß die aus den Kurven gezogenen Folgerungen nur für sie gelten. Angaben über Sommer- und Winterlaicher liegen noch nicht vor, wenn man von den Untersuchungen von HIS (1873) absicht, der sich mit dem jahreszyklischen Ablauf im Ovar des Rheinlachses beschäftigte. Doch ist sein Material so dürftig, daß nach seinen Angaben eine genauere kurvenmäßige Darstellung nicht gegeben werden kann.

Leider haftet allen diesen Arbeiten mit Ausnahme derjenigen von TURNER (1923) der Mangel an, daß die Wassertemperaturen nicht be-

rücksichtigt sind. Denn aus solchen Untersuchungen sind erst dann allgemein geltende Schlüsse zu ziehen, wenn so weit als möglich die Umweltfaktoren, besonders das Klima, eingehend in Betracht gezogen werden. Deshalb ist es unbedingt erforderlich, wenigstens die Temperatur, sei es in ihrem mittleren monatlichen, sei es in ihrem täglichen Verlauf, für die Zeit der Untersuchungen anzugeben. Daneben sollten auch relative Luftfeuchtigkeit, Bewölkung u. a. in Betracht gezogen werden, besonders wenn es sich um die Bearbeitung solcher Tiere handelt, die auf dem Lande leben.

Bei den Untersuchungen von FRANZ (1909) über *Pleuronectes platessa* sind die monatlichen mittleren Bodentemperaturen in einer Tiefe von 22—49 m bei Helgoland nach REICHARD (1910) benutzt worden.

Über das jahreszyklische Verhalten der angeführten Frühjahrslaicher der paläarktischen und nearktischen Zone ist zusammenfassend zu sagen, daß mit der strengen Periodizität des Klimas, mit dem regelmäßigen Wechsel von Sommer und Winter eine strenge, über 1 Jahr sich erstreckende Periodizität im Organismus verbunden ist. Es ist eine fest umrissene, hauptsächlich von klimatischen Faktoren abhängige Laichzeit vorhanden, die bei den im Meere lebenden Teleosteern insofern den Außenfaktoren folgt, als mit der langsamer vor sich gehenden Erwärmung des Wassers die Laichperiode sich über mehrere Monate erstrecken kann. Damit hängt wohl auch zusammen, daß z. B. die Blenniiden und wahrscheinlich auch die Gobiiden (GUITEL) mehrere Male hintereinander laichen.

Das Einsetzen der Oo- und Spermatogenese ist, worauf bereits teilweise GEISER (1922) hinweist, von Temperatur- und Lichtbedingungen abhängig. Nach Erreichen der minimalen Temperatur setzt mit ihrem Ansteigen der Laichakt ein, wie es deutlich aus Abb. 28a und 29c ersichtlich ist. Dem Ablaichen geht stets der erste Impuls zur Vermehrung der Spermatogonien bzw. Oogonien voraus, die bei den weiblichen Tieren wohl mit dem Wiedereinsetzen des Wachstums der Oocyten verknüpft ist. Nach dem Ablaichen ist zunächst eine Periode vorhanden, in der nur eine Vermehrung der Spermatogonien bzw. Oogonien stattfindet und die in den Keimdrüsen zurückgebliebenen reifen Geschlechtsprodukte der Degeneration anheim fallen. Annähernd parallel dem Temperaturaufstieg geht auch die Spermatogenese bzw. Oogenese vor sich, die zur Zeit der höchsten Temperatur ihr Maximum erreicht, um dann allmählich zum Stillstand zu kommen. Doch hört die Aktivität in den Keimdrüsen mit dem Einsetzen des kalten Wetters nicht plötzlich auf, wie es GEISER (1922) angibt. Vielmehr geht dieser Prozeß allmählich

vor sich, derart, daß er mitunter erst kurz vor Einsetzen der Laichperiode (Abb. 28b) beendet sein kann. Gerade dieses allmähliche Abklingen, das

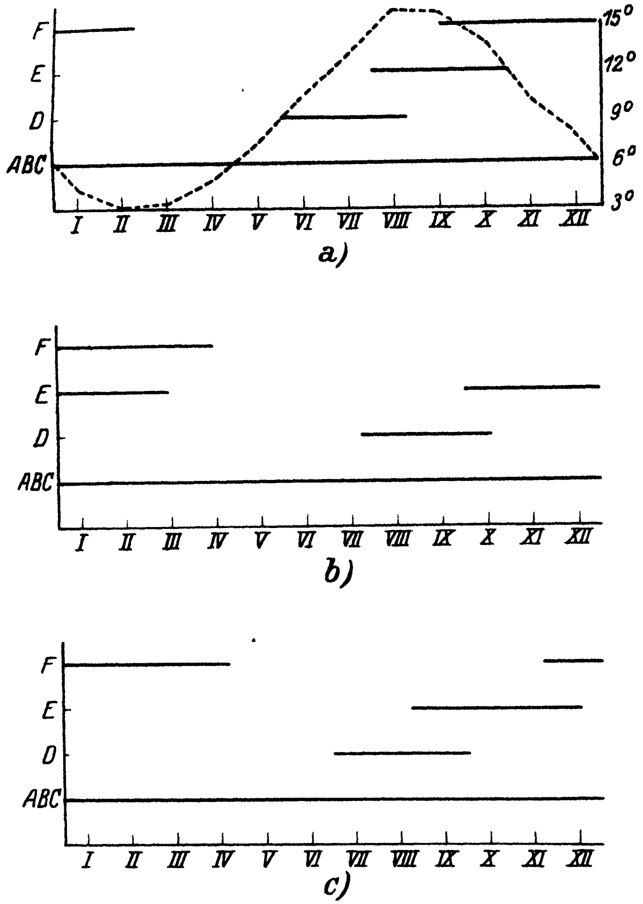


Abb. 28. Jahreszyklischer Verlauf der Oogenese einiger Teleosteer der paläarktischen und nearktischen Zone. a) *Pleuronectes platessa* aus der Nordsee (FRANZ, 1909). b) *Perca fluviatilis* aus Tzaritzino bei Moskau (MAYENNE, 1927), c) *Cottus bairdii* aus Ann Arbor, Michigan (HANN, 1926). —— Oogenese, ---- Temperatur *ABC* Oocyten der ersten Wachstumsperiode bis zum Sichtbarwerden des BALBIANIschen Körpers als kompakte Kugel (s. Abb. 22), *D* Auftreten der ersten Öltropfen, *E* Auftreten von Eiweißdotter, *F* ausgewachsenes Ei.

Abb. 29. Jahreszyklischer Verlauf der Spermatogenese einiger Teleosteer der paläarktischen und nearktischen Zone. a) *Umbra limi* aus dem Madison-, Mendota- und Wingra-See (FOLEY, 1926), b) *Gasterosteus pungitius* aus Rotterdam, 27. XII. 1922–5. X. 1923 (VAN OORDT, 1924), c) *Perca flavescens* aus dem Mendota-See bei Madison und dem Michigan-See bei Milwaukee, Wisconsin, 1. V. 1915 bis 1. X. 1917 Die Temperaturkurve stammt aus dem Mendota-See in 6 m Tiefe (TURNER, 1913). d) *Perca fluviatilis*, Tzaritzino bei Moskau 9. VI. 1924–8. VIII. 1925 (KULAEV, 1927). e) *Cottus bairdii* aus Ann Arbor, Michigan, 1924. (HANN, 1926.) —— Spermatogenese, ---- Temperatur. α Spermatogonien, β Spermatocyten, γ Spermatiden, δ Spermatozoen.

vielleicht artspezifisch sein kann, bedarf einer eingehenden Analyse, die an Hand der bis jetzt vorliegenden Untersuchungen noch nicht möglich ist.

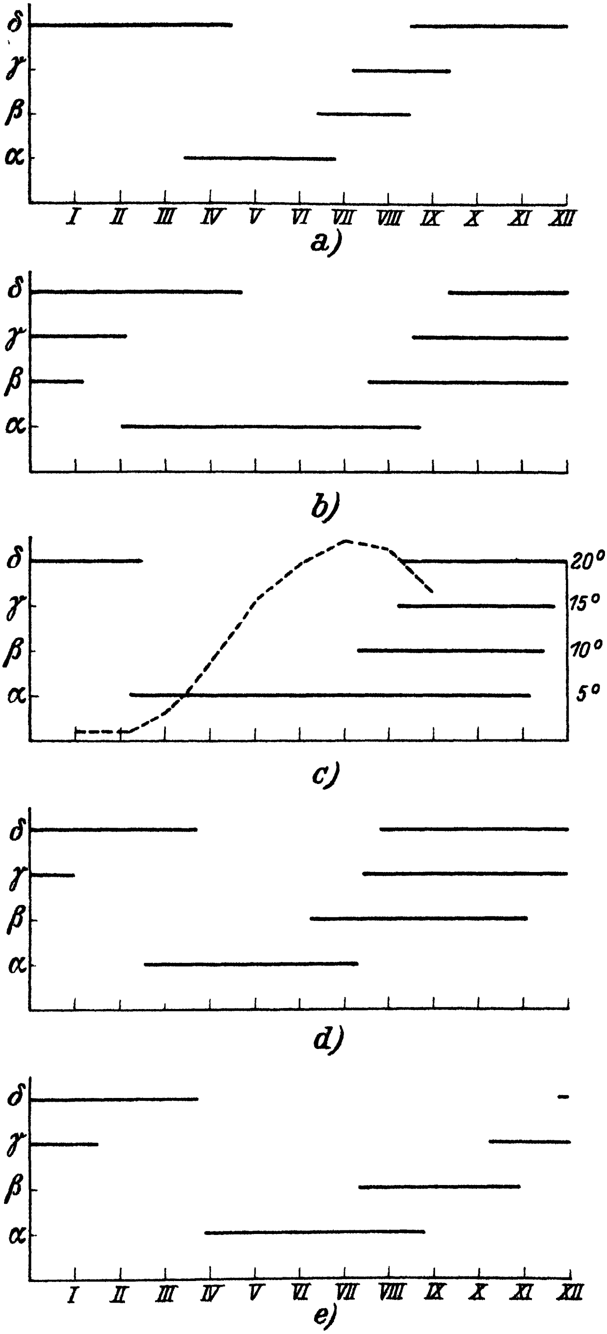


Abb. 29. Erklärung siehe Seite 338.

Mit dem Vorhandensein einer jährlichen Laichperiode und dem Einschalten von Ruhezeiten ist auch die Erscheinung in Zusammenhang zu bringen, daß die Oocyten eine über mehrere Jahre sich ausdehnende Wachstumsperiode besitzen. Da die Wintermonate fast gar nicht für das Wachstum in Betracht kommen und die Oocyten bei den paläarktischen und nearktischen Teleosteern im Gegensatz zu den die Tropen bewohnenden sehr langsam wachsen, was auf die intensiveren Stoffwechselvorgänge bei letzteren zurückgeführt werden kann, so ist es wohl verständlich, daß ein 2—3 Jahre dauerndes Wachstum, welches durch Ruheperioden unterbrochen wird, für den Aufbau der Eizellen erforderlich ist. Die Spermatozoen dagegen vollenden wegen ihres bedeutend geringeren Stoffverbrauches das Wachstum stets in 1 Jahr.

Ferner sind noch als weitere, bei den Teleosteern wahrscheinlich nur im Hoden vorkommende Elemente die Zwischenzellen zu erwähnen. Trotzdem sie von FRIEDMANN (1898), GANFINI (1902), STEPHAN (1902) und KOLMER und SCHEMINZKY (1922) im Hoden zahlreicher Teleosteer nicht gefunden wurden, so ist doch mit letzteren anzunehmen, daß diese Elemente wenigstens zeitweise, wenn nicht gar stets, in der Gonade aller Wirbeltiere vorkommen. Ob die Schwierigkeiten, sie wegen ihrer Lage in den schmalen, häufig von glatten Muskelfasern durchzogenen und stark gewellten Septen im Brunsthoden der Knochenfische mit Sicherheit festzustellen, durch Anwendung mitochondrialer Fixierungsflüssigkeiten zu beseitigen sind, wie es COURRIER annimmt, bedarf noch der Nachprüfung. Die Zwischenzellen sind nach Untersuchungen von ESAKI (1928) an Kaninchen- und Meerschweinchenhoden Verwandlungsprodukte indifferenter Mesenchymzellen. Sie sollen sich unter günstigen Bedingungen bei Kulturen in vitro in reife Fibroblasten umwandeln können.

Wie nun COURRIER (1922) und VAN OORDT (1924) am Hoden von *Gasterosteus* zeigen konnten, machen die Zwischenzellen auch bei den Teleosteern der paläarktischen Zone ähnlich wie bei den höheren Wirbeltieren entsprechend dem Ablauf der Spermatogenese eine jahreszyklische Entwicklung durch. Zur Zeit der Brunst erreicht das Zwischengewebe seine maximale Entwicklung, um mit Beginn der Keimzellbildung zunächst an Umfang allmählich abzunehmen und dann, wenn dieselbe ihrem Abschluß entgegengeht, wieder zum Maximum heranzuwachsen.

Eine solche jahreszeitliche Entwicklung des Zwischengewebes ist bei *P. chrysospilos* nicht vorhanden, was mit den Untersuchungen VAN OORDTS (1924) an *Xiphophorus helleri* übereinstimmen würde, im Gegen-

satz zu den Angaben CHAMPYS (1923), der bei dieser Art das Fehlen jeglichen Zwischengewebes behauptet. Bei *P. chrysospilos* sind die Zwischenzellen stets nur in geringer Zahl nachweisbar. Auch zur Zeit des Auftretens der sekundären Geschlechtsmerkmale (Verlängerung der ersten Strahlen der ersten Rückenflosse) erfahren sie keine deutlich wahrnehmbare Vermehrung, so daß die von BOUIN und ANCEL, für Fische besonders von COURRIER (1921, 1922 und 1925) vertretene Ansicht für *Periophthalmus* nicht haltbar ist, daß in den Zwischenzellen das Hormon gebildet wird, welches die Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale bedingt. Vielmehr glaube ich mich nach dieser rein morphologischen Betrachtung der Ansicht VAN OORDTS anschließen zu müssen, der den Zwischenzellen eine trophische Funktion zuschreibt. Denn da die Spermatogenese bei *P. chrysospilos* während des ganzen Jahres im Gange ist, so wird die bei Tieren der paläarktischen Zone während der Ruheperiode im Zwischengewebe gespeicherte nutritive Substanz dauernd verbraucht, so daß es zu einer Speicherung derselben im Zwischengewebe und, damit verbunden, zur Wucherung des letzteren nicht kommen kann. Wahrscheinlich aber besitzen die Zwischenzellen neben dieser trophischen Funktion noch die Aufgabe, die im Hoden erzeugten Hormone zu speichern, oder wenn dieses nicht notwendig ist, sie an die Blutbahn abzugeben, wofür auch die oben erwähnten Erscheinungen angeführt werden können.

Eine weitere in den Keimdrüsen der geschlechtsreifen *Periophthalmus*-Arten regelmäßig zu beobachtende Erscheinung — auch bei den Teleosteern der paläarktischen Region — ist die Degeneration der nicht befruchteten Eier, welche bei letzteren eingehend von BÜHLER (1902) beschrieben und von FRANZ (1909) ergänzt worden ist. Eine Auswanderung atretischer Follikel in die Leibeshöhle und ein Eindringen derselben in die Leber, Milz, den Darm und das Herz, wie es NICHITA (1928) bei *Girardinus guppyi* und HARMS (1930) nach Untersuchungen von Frl. FRIESS bei *Xiphophorus helleri* beschreiben, findet bei den *Periophthalmus*- und *Blennius*-Arten nicht statt.

Diese Degeneration der Eizellen tritt ferner regelmäßig im Ovarium der jungen Tiere ein. Bei ihnen degeneriert stets ein Teil der heranwachsenden Oocyten, sobald sie in das Stadium C eingetreten sind. Aus dem regelmäßigen Auftreten dieser Erscheinung ist wohl zu schließen, daß sie keinen pathologischen, vielmehr einen normalen physiologischen Vorgang darstellt, der noch weiterer Klärung bedarf. Da immer nur ein Teil der Oocyten degeneriert, so ist dieser Prozeß nicht mit der von STIEVE bei Säugern beschriebenen Keimzelldegeneration ver-

gleichbar, bei welcher sämtliche primäre Keimzellen zugrunde gehen und die heranreifenden Keimzellen durch sekundäre Proliferation neu gebildet werden.

7. Die Differenzierung der Keimdrüsen und die Entwicklung der Ausführgänge und ihrer Anhangsgebilde.

Eine genaue Verfolgung der Herkunft der Urkeimzellen ist in dieser Arbeit nicht vorgesehen, da mir für derartige Untersuchungen kein ausreichendes Material zur Verfügung steht. Dennoch möchte ich auf einige frühe Stadien der Keimzellentwicklung bei *Periophthalmus* und *Gobius* näher eingehen, und zwar aus dem Grunde, weil MAC LEOD (1881) angibt, daß bei *Gobius* — an einer anderen Stelle der betreffenden Arbeit spricht er von einigen Embryonen, »appartenant probablement au genre *Gobius*« —, die Keimzellen erst sehr spät, etwa 14 Tage nach dem Schlüpfen des Embryos auftreten. Auf diesem Stadium der »ovules primordiaux« sollen sie dann länger als 1 Monat verbleiben, bevor sie zur Bildung der Genitalfalte schreiten. Aus dieser Beobachtung folgert er, daß im Gegensatz zu der Anschauung NUSSBAUMS die Keimzellen aus endothelialen Zellen hervorgehen. MAC LEOD schreibt nämlich: »Chez des embryons de *Gobius*, une quinzaine de jours apres la sortie de l'oeuf, on trouve également quelques grosses cellules du même genre de chaque côté du mésentère. Primitivement, chez des embryons plus jeunes, il n'y a aucune trace de ces cellules. Elles apparaissent relativement fort tard. Pour ce motive nous croyons avec BROCK que ces éléments sont le résultat d'une différenciation des cellules endothéliales, et nous ne pouvons admettre avec NUSSBAUM, qui les a décrits chez la Truite, qu'il s'agit ici des cellules n'ayant aucun lieu de parenté avec l'endothélium péritonéal«.

Diese Angaben von MAC LEOD sind ohne weitere Nachprüfung in die Literatur übernommen, und FELIX (1906), welcher die Teleosteer nach dem Auftreten der Genitalzellen in zwei Gruppen teilt, stellt *Gobius* zu denjenigen Formen, bei denen die Genitalzellen erst nach Abschluß des embryonalen Lebens, im geschlüpften Jungfisch erscheinen. Doch stimmt dieses mit meinen Beobachtungen an *Gobius panizzae*, *Periophthalmus vulgaris* und *P. chrysospilos* nicht überein. Vielmehr treten auch bei diesen Arten die Urkeimzellen, wie es noch dargelegt werden soll, bereits bei jungen Embryonen auf. Sie wären also mit FELIX in die erste Gruppe zu stellen. Doch halte ich eine solche Gruppierung der Teleosteer nicht für angängig und betrachte nach meinen Erfahrungen diejenigen Befunde, welche erst von einem postembryonalen

Auftreten der Keimzellen berichten (MAC LEOD 1881, BROCK 1881 und JÜNGERSEN 1889) — es handelt sich also um Mitteilungen älterer Autoren — als nicht endgültig feststehend.

Von *P. chrysospilos* und *P. vulgaris* konnten Embryonen von ungefähr 1,6 mm Länge untersucht werden, die noch in ihrer gesamten Ausdehnung dem Dotter auflagen und aus den Ovarien trächtiger Weibchen stammten. Die Augenblasen sind bei ihnen bereits abgeschnürt, doch ist von einer Linsenbildung noch nichts wahrzunehmen. Die Chorda dorsalis besteht aus größeren, dicht nebeneinanderliegenden Zellen. Die Urnierengänge sind noch nicht angelegt.

Bei diesen Embryonen, welche nicht ganz so weit entwickelt sind wie die von NUSSBAUM (1880) untersuchten Forellenembryonen, liegen zwischen den Zellen der Eingeweidewurzel über der mittleren Region der Leibeshöhle einige große Zellen, die primären Geschlechtszellen oder »entodermalen Wanderzellen«, wie sie von STIEVE (1927) im Anschluß an VON BERENBERG-GOSSLER bezeichnet werden. Diese Zellen sind von rundlicher bis schwach länglich-ovaler Gestalt und besitzen einen großen Kern, in dem in einem feinen Chromatinnetz ein oder mehrere kleine Nucleolen eingebettet sind. Gewöhnlich ist nur ein größerer Nucleolus vorhanden, welcher meistens zentral liegt. Zuweilen findet man aber auch mehrere Kernkörperchen, die teilweise peripher gelagert oder über den ganzen Kern verstreut sind. Diese Kerne sind von einem schmalen Plasmasaum umgeben, der feingekörnt ist und meistens diese Körnchen in nicht immer deutlich erkennbarer netzförmiger Anordnung enthält. Körnchenförmige Chondriosomen, wie sie von AUNAP (1913) als charakteristisch für die Keimzellen der Teleosteer angesehen werden, habe ich an meinen Präparaten nicht feststellen können. Doch sollen sie nach Untersuchungen von STIEVE (1927) an Kaninchen- und menschlichen Embryonen nicht charakteristisch für die entodermalen Wanderzellen sein, da es nicht möglich ist, »irgendwelche Zellformen aus der Gestalt der Mitochondrien heraus zu unterscheiden«. RAUH (1929) kommt dagegen nach Untersuchung an der Ratte zu dem Ergebnis, daß »das Chondriom als relatives Merkmal unbedingt bei der Identifizierung der Genitalzellen einen Wert besitzt«.

Teilungen irgendwelcher Art waren an diesen Zellen nicht festzustellen. Ebensowenig konnten Zeichen einer selbständigen Bewegung beobachtet werden. Ihr weiteres Schicksal habe ich nicht verfolgen können, da bis jetzt die Beschaffung eines entsprechenden Materials nicht möglich gewesen ist.

Dagegen stehen mir Embryonen von *Gobius panizzae* zur Verfügung,

welche eine Ansammlung von Geschlechtszellen unter dem dorsalen Peritonealepithel zeigen. Es handelt sich um Embryonen von 2 mm Länge, die den Dotter noch nicht vollständig resorbiert haben. Sie weisen neben voll pigmentierten Augen am Rumpf die für die Jungfische dieser Art charakteristische Anordnung der Chromatophoren auf. Die WOLFFschen Gänge sind voll ausdifferenziert, münden jedoch nicht frei nach außen. Bei diesen Tieren liegen nun zwischen dem After und der noch nicht vollständig resorbierten Dottermasse ventral von den WOLFFschen Gängen (Abb. 30, *Wg.*) unter dem Peritonealepithel die Urkeimzellen (*Uz.*), die auf dem in dieser Abbildung dargestellten Querschnitt an der Wurzel des Mesenteriums (*Ms.*) gelegen sind. Sie haben

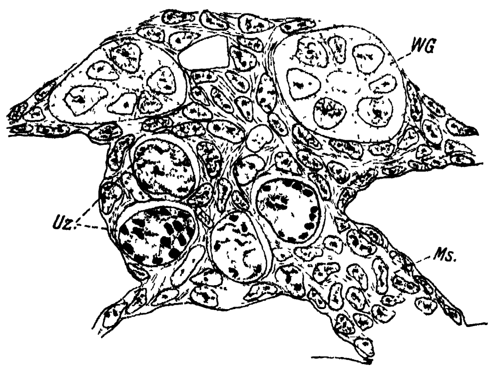


Abb. 30. Dorsaler Teil eines Querschnitts durch die hintere Hälfte der Bauchregion eines Embryo von *Gobius panizzae*. Susa, Eisenhamatoxylin-Saurefuchsin. Vergr. ZEISS Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 ×, Tblg. 152 Auf 1/5 verkl. *Ms.* Mesenterium. *Uz.* Urkeimzellen, *WG.* WOLFFscher Gang

dasselbe Aussehen wie die eingangs bei *Periophthalmus* beschriebenen primären Geschlechtszellen und sind auch auf diesem Stadium mit dem sie umgebenden Bindegewebs- bzw. Peritonealepithelzellen durch keine Übergänge verbunden. In der Mitte der oben angegebenen Region sind auf einem Querschnitt stets vier bis fünf dieser Zellen vorhanden. Sie verringern sich caudal- und cranialwärts an Zahl, so daß in diesen Abschnitten höchstens zwei, selten aber auch nur eine Zelle wahrzunehmen sind.

Bei der Weiterentwicklung kommen die Genitalzellen zu beiden Seiten des Mesenteriums, das auf diesem Stadium noch nicht ausdifferenziert ist, zu liegen; durch diese Anordnung ist das Stadium der Genitalleiste charakterisiert (FELIX 1906).

Aus diesen Angaben geht also hervor, daß im Gegensatz zu den Untersuchungen von MAC LEOD auch bei den *Gobiiformes* die Urkeim-

zellen sehr früh auftreten. Diese Beobachtung steht also im Einklang mit den Angaben über das frühe Auftreten der Geschlechtszellen bei anderen Teleosteern, so von NUSSBAUM (1880) bei der Forelle, JÜNGERSEN (1889) bei *Zoarces viviparus*, EIGENMANN (1891 und 1897) bei *Cymatogaster aggregatus*, BÖHI (1904), FELIX (1907) und FEDEROW (1907) bei der Forelle, FRANZ (1909) bei der Scholle, DODDS (1910) bei *Lophius piscatorius*, SINK (1912) bei *Opsanus tau*, BACHMANN (1914) bei *Amiurus nebulosus*, RICHARDS und THOMSON (1921) bei *Fundulus heteroclitus*, ESSENBERG (1923) bei *Xiphophorus helleri*, REINHARD (1924) bei *Scardinus erythrophthalmus*, HANN (1927) bei *Cottus bairdii* und STROMSTEN (1929) beim Goldfisch. Doch ist mit diesen Angaben die Frage, ob bei den Teleosteern auch eine Keimbahn im Sinne von NUSSBAUM und WEISSMANN wie bei den zellkonstanten Tieren vorhanden ist, nicht beantwortet. Zwar konnte EIGENMANN (1897) bei *Cymatogaster aggregatus* die Urkeimzellen bis zur fünften Zellteilungsgeneration, also 32 Zellenstadium, zurückverfolgen und dadurch darlegen, daß sie Zellen sui generis sind. Andererseits betrachtet aber REINHARD (1924) nach Untersuchung an *Scardinus erythrophthalmus* als Urgeschlechtszellen die Riesenzellen, die sich vom Parablast absondern. Diese Zellen bewegen sich amöboid zwischen den Keimblättern und sammeln sich im Mesoderm an der Grenze zwischen den Somiten (Ursegmenten) und den Seitenplatten im Gonotom. Jedoch konnten diese Angaben von HANN (1927) an *Cottus bairdii* nicht bestätigt werden. Trotzdem sind in dieser Richtung ausgeführte Untersuchungen an Teleosteern noch immer dringend notwendig, wenn auch die Anschauungen von BROCK (1879 und 1881), MAC LEOD (1881), HOFFMANN (1886) und M'INTOSH und PRINCE (1890), daß es sich bei den Urkeimzellen der Teleosteer um undifferenzierte endotheliale oder um umgebildete und höher differenzierte Peritonealzellen handelt, wohl in dieser Fassung abzulehnen sind. Auch die Ansicht JUNGERSENS (1889), »daß sich bei jedem Fisch einige Zellen zu Geschlechtszellen entwickeln, aber zu sehr verschiedenen Zeiten bei den verschiedenen Fischen, und daß diese Zellen zuerst auf ganz dieselbe Weise wie alle anderen, mit ihnen scheinbar übereinstimmenden Zellen eines Gewebes fungieren können«, bedarf noch in einzelnen Teilen der Nachprüfung.

Nach diesen kurzen Angaben über das erste Auftreten der Urkeimzellen soll jetzt näher auf die Differenzierung der Keimdrüsen und (da von diesen nicht trennbar) auf die Entwicklung der Ausführgänge und

Anhangsgebilde der Geschlechtsorgane bei *P. vulgaris* eingegangen werden. Bei den *Gobius*-Arten, hauptsächlich bei *G. pictus*, scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen, wovon ich mich an einigen Jungfischen überzeugen konnte.

Als Ausgang für die Betrachtung der Differenzierung der Keimdrüsen soll ein indifferentes Stadium von *P. vulgaris* dienen, das von Tjilatjap stammt.

Die Länge des Tieres, das kurz vor Beendigung der Metamorphose steht, beträgt von der Kopfspitze bis zum Ende der Wirbelsäule 1.1 cm. Eine Altersangabe ist bei diesen wie auch bei allen anderen Stadien nicht möglich, da die Tiere im Freien gefangen wurden und die ersten freilebenden Stadien und ihre Wachstumsgeschwindigkeit nicht bekannt sind.

Bei diesem Tier ist die dorsale Mundfalte bereits deutlich vertieft; die Nasenzipfel (siehe HARMS 1929) sind noch nicht angelegt. Die Bauchflossen sind in ihrer gesamten Ausdehnung verwachsen und weisen in der Mitte des caudalen Randes eine flache Einbuchtung auf. Die erste Rückenflosse ist sehr klein und besitzt noch nicht, ebenso wie die übrigen Flossen, die für das erwachsene Tier charakteristische Pigmentierung. Diese ist am Rumpf nur durch die dorsalen Schrägstreifen leicht angedeutet. Die ventral gelegenen irisierenden Streifen sind am konservierten Material nicht festzustellen.

Auf diesem Stadium ist die Keimdrüse bereits in Gestalt der Genitalfalte vorhanden, die von Peritonealepithel überzogen ist, welches längs dem Aufhängeband in das dorsale Peritonealepithel der Leibeshöhle übergeht. Die Keimdrüsen erstrecken sich bis in die Gegend der Milz und liegen hier dicht der Schwimmblase an. Caudalwärts, hinter der Schwimmblase, ragen sie frei in die Leibeshöhle hinein und sind an einem langen Aufhängeband befestigt, das erst zu beiden Seiten der Harnblase vom Dach der Leibeshöhle weiter nach hinten unter Verkürzung von der ventralen Wand der Harnblase (Abb. 31a, *He.*) selbst in die Leibeshöhle sich erstreckt. Gegen das caudale Ende der Harnblase zu nähern sich die Keimdrüsen unter weiterer Verkürzung des Mesometriums immer mehr einander, bis sie zu einer unpaaren Leiste im Peritonealepithel verschmelzen (Abb. 31b, *Ep.*), die durch Bindegewebe von der Harnblasenwand (*He.*) getrennt wird. Sie enthält keine Urkeimzellen und auch nicht solche Elemente, die als Übergänge zu ihnen angesehen werden könnten. Auf der ventralen Seite geht von dieser Leiste das Mesenterium (*Ms.*) des Darmes aus. In der Region des Harnleiters ist von ihr nichts mehr wahrzunehmen. Vielmehr ist hier

an ihre Stelle das Peritonealepithel getreten, das in seinem Bau mit demjenigen der übrigen Teile der Leibeshöhle übereinstimmt.

Die paarige Genitalfalte weist im Querschnitt (Abb. 31a) eine, stellenweise auf kürzeren Strecken fehlende Urkeimzelle (*Uz.*) auf. Die

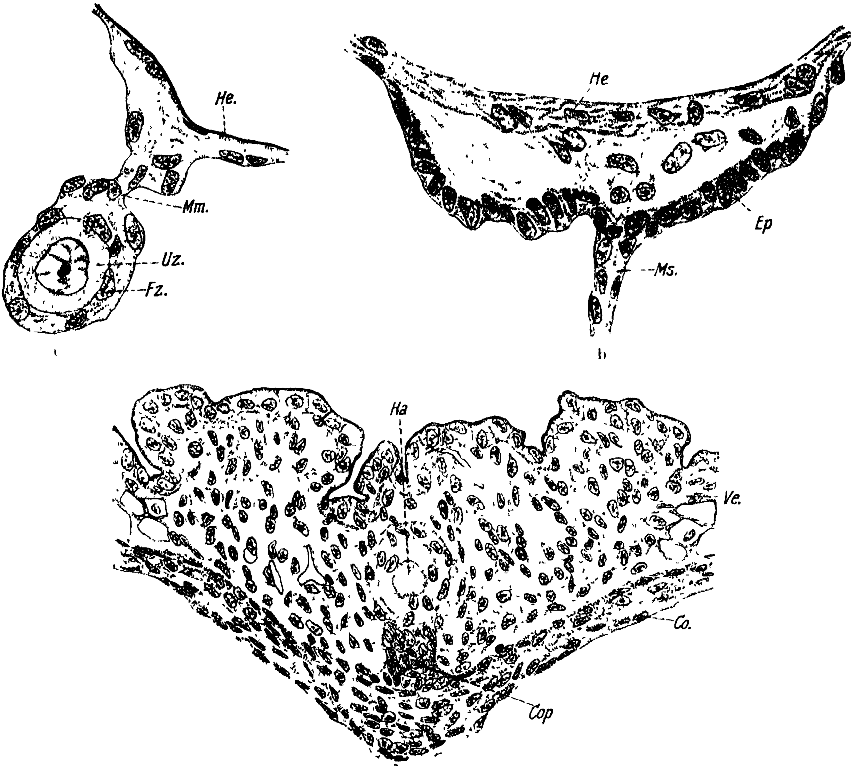


Abb. 31. Querschnitt durch die Keimdrüse und ihre Anhangsgebilde eines indifferenten Stadiums von *P. vulgaris* von 1,15 cm Länge. Tjilatjap, 2. I. 1927. Susa, Hämatoxylin nach DELAFIELD-Eosin. a) Schnitt durch die mittlere Region der Keimleiste. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 ×, Tblg. 150. b) Schnitt durch die zwischen dem caudalen Ende der Keimdrüse und dem After gelegene Region. Vergr. wie a. c) Schnitt durch das Analfeld. Vergr. LEITZ Obj. 7, ZEISS Komp. Oc. 7 ×, Tblg. 152. Alle Abb. auf [illegible] verkl. *Ep.* Erhöhtes Epithel, *Cop.* in die Epidermis des Analfeldes hineinragende Coriumpapille, *Co.* Corium, *Fz.* Follikelepithelzelle, *Ha.* Harnleiter, *He.* Harnblasenepithel, *Mm.* Mesometrium, *Ms.* Mesenterium des Darmes, *Uz.* Urkeimzelle, *Ve.* verbreitertes epidermales Feld.

Urkeimzelle besitzt einen großen, bläschenförmigen Kern mit einem größeren Nucleolus und zahlreichen feineren, zu einem Netzwerk angeordneten Chromatinbrocken und ist von einem schmalen, homogenen Plasmasaum umgeben. Sie wird von einzelnen Follikelepithelzellen (*Fz.*) mit kleinen, länglich dreieckigen oder ovalen chromatinreichen Kernen eingehüllt. Auf der äußeren, stellenweise auch auf der inneren

Seite der Keimdrüse, stets aber am Hilus findet sich eine stärkere Ansammlung von Zellen, aus welchen sich später teilweise das Stroma der Keimdrüsen und auch das Samenleiterepithel bilden. Sie sind aus der Basis des Aufhängebandes in die Genitalfalte eingewandert. Ihre Herkunft vom Peritonealepithel ist sehr zweifelhaft, so daß sie als indifferente Zellen bezeichnet werden sollen. Diese indifferenten Zellen füllen auch an den Stellen, an welchen keine Keimzellen vorhanden sind, die Genitalfalte ganz aus. Diese an den Seiten der Genitalfalten gelegenen Ansammlungen von indifferenten Zellen werden nun von HOFFMANN (1886), BROCK (1879), BOHI (1904) und FRANZ (1909) als Keimepithel bezeichnet, weil in ihm die Ausbildung der Keimzellen vor sich geht und nach HOFFMANN und BÖHI Peritonealzellen – BOHI spricht von Cölomzellen – und Keimzellen kontinuierlich ineinander übergehen sollen. Auch BROCK bezeichnet als besondere Eigentümlichkeit dieser Zellen ihre Fähigkeit, sich in Genitalzellen umzuwandeln, was durch STUHLMANN (1887) an Embryonen von *Zoarces viviparus* bestätigt wird. FRANZ (1909) schließt sich ebenfalls dieser Meinung an und geht noch weiter, wenn er schreibt: »Die ganze Genitalfalte der Teleosteer besteht aus Geschlechtszellen, und zwar teils aus solchen, die noch in der Vermehrungsperiode stehen, teils aus solchen, die keine anderen als die Reduktionsteilungen mehr vor sich haben. Nur ihre mediale Seite hat einen Überzug von Cölomepithel.«

Dieser Anschauung kann ich nach meinen Befunden bei *Periophthalmus* und auch bei *Blennius pavo* nur teilweise zustimmen, wie es auch WEISSHAUPT (1925) nach Untersuchung an *Girardinus reticulatus* tut. Zwar sind in der Ansammlung dieser indifferenten Zellen solche mit rundlichen und etwas größeren Kernen vorhanden. Doch erreichen sie nie eine solche Größe, daß sie Übergangsreihen zu den Keimzellen darstellen. Nach meiner Beobachtung vermehren sich auf dem Stadium der Genitalfalte alle Keimzellen nur durch Teilung, wenn auch Mitosen sehr selten zu finden sind. Ein Übergang von Peritoneal- bzw. Stromazellen in Keimzellen findet während dieser Zeit nicht statt. Ferner ist auch im Gegensatz zu FRANZ die Keimdrüse nicht nur auf der medianen Seite, sondern stets vollständig mit Peritonealepithel umkleidet, nicht nur bei den von mir hier angeführten Teleosteern, sondern bei allen Wirbeltieren.

Ferner ist auf diesem Stadium nicht zu beobachten, daß Follikelepithelzellen aus Genitalzellen hervorgehen, wie es NUSSBAUM (1880) angibt und LOEWE (1903) am geschlechtsreifen Ovar von *Clupea alosa* bestätigen zu können glaubt. Nach NUSSBAUMS Beobachtungen sollen

sich bei der maulbeerförmigen Kernteilung die Teilstücke derart differenzieren, daß »eine stärker wachsende Zentralzelle zur Keimzelle und die peripheren, im Wachstum zurückbleibenden, das Follikelepithel dieser Keimzelle bilden«.

Auf diesem soeben beschriebenen Stadium ist eine Fortsetzung des Ausführganges der Keimdrüsen in Gestalt einer Peritonealverdickung in der Gegend der späteren Urogenitalpapille (Abb. 31c) noch nicht vorhanden. Nur der Harnleiter (*Ha.*) mündet in einer Falte des verbreiterten Epidermisfeldes (*Ve.*) hinter dem After frei nach außen. In dieses epidermale Feld ragt noch eine dem Harnleiter dorsal eng anliegende Verdickung (*Cop.*) hinein. Diese ist die erste Anlage der Urogenitalpapille, welche zunächst als ein Zapfen des Coriums (*Co.*) auftritt.

Ein weiteres Stadium, noch kurz vor der Beendigung der Metamorphose stehend und von einer Kopfspitzen-Schwanzwirbellänge von 0,98 cm, besitzt ebenfalls die eben beschriebene indifferente Keimdrüse. Doch ist die Anlage des Geschlechtstractus bei diesem Tier insofern weiter entwickelt, als auch in dem cranialen Ende der unpaaren Peritonealleiste, in welches sich die beiden Keimdrüsen fortsetzen, in der Gegend der späteren Samenblase bereits Urkeimzellen vorhanden sind. Da ein Übergang von indifferenten Zellen in Urkeimzellen auch in dieser Gegend nicht zu beobachten ist, so müssen die Keimzellen aus der paarigen Keimdrüse eingewandert sein, obwohl an ihnen Anzeichen einer aktiven Bewegung nicht festzustellen sind.

Dieses indifferente Stadium der Keimdrüsen ist noch bei Tieren nach der Metamorphose, deren Körperform von Harms (1929) beschrieben wurde, bis zu einer Länge von 1,25 cm zu beobachten. Dagegen ist bereits bei Individuen von 1,30 cm Länge eine deutliche Differenzierung der Geschlechter sowohl in den Keimdrüsen als auch in ihren Ausführgängen eingetreten.

a) Die Differenzierung des Hodens und die Entwicklung des Samenleiters und der Samenblase.

Im folgenden wird zuerst die Differenzierung der Hoden und die Entwicklung des Samenleiters und der Samenblase behandelt. Die Entwicklung der Urogenitalpapille, die bei beiden Geschlechtern — abgesehen von der Form — in derselben Weise vor sich geht, soll für sich allein dargestellt werden.

Das jüngste männliche Stadium ist 1,64 cm lang und stammt aus Tjerita, an der Westküste von Java, nördlich von Laboean.

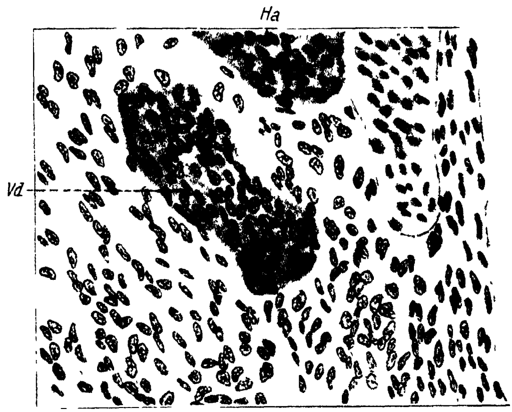
Die Keimdrüsen ragen an einem langen, allmählich sich verbreiternden Aufhängeband als schmale Streifen in die Leibeshöhle (Abb. 32a, *Mm.*). Sie sind von Peritonealepithel umgeben und besitzen im Querschnitt mitunter nur eine, meistens zwei bis drei Spermatogonien (*Sp.*), die dorsoventral übereinanderliegen. Zwischen den Spermatogonien, die von Follikelepithelzellen umgeben sind, liegen noch vereinzelt indifferente Zellen (Stromazellen?), die besonders in einzelnen Bezirken an der medianen Seite stärker angehäuft sind. Nur im Hilus sind sie in der gesamten Ausdehnung der Keimdrüsen in größerer Zahl vorhanden. An dieser Stelle sind auch bereits kleine Gefäße eingewuchert.

Caudalwärts vereinigen sich die Keimdrüsen zu einer unpaaren, zunächst der ventralen Seite der Harnblase und weiter hinten dem Harnleiter dicht anliegenden Leiste. An ihrer Vereinigungsstelle ist die Leiste seitwärts etwas verbreitert (Abb. 32b), während sie in der Mitte der ventralen Seite, von wo aus nur das Mesenterium des Darms (*Ms.*) ausgeht, etwas eingebuchtet ist. Diese Region, welche eine einfache Verdickung des caudalen, mit Peritonealepithel überzogenen Abschnittes der zu einer unpaaren Platte vereinigten Keimdrüsen ist, stellt die erste Anlage der Samenblase dar. Sie enthält zahlreiche, teilweise in Nestern angeordnete indifferente Zellen, zwischen welchen Spermatogonien (*Sp.*) liegen, an denen keine Degenerationserscheinungen zu beobachten sind.

In der Region des unpaaren Samenleiters, dicht hinter der Samenblasenanlage, wird diese Leiste immer flacher. Sie besteht nur aus einer unter dem Peritonealepithel gelegenen Anhäufung indifferenter Zellen, die dorsalwärts mittels einer breiten Bindegewebszone mit der Harnleiterwandung zusammenhängen. In dieser Region ist von einer Lumenbildung zwischen den unregelmäßig durcheinanderliegenden Zellen nichts wahrzunehmen. Von der Mitte der ventralen Seite geht ein schmales Mesenterium zum Darm hin. Ungefähr 45 μ weiter caudalwärts geht diese Leiste in einen einheitlichen Komplex von Bindegewebe über, in welchem noch vereinzelt indifferente Zellen vorhanden sind, die noch als zur Fortsetzung der Leiste gehörend angesehen werden müssen. Hieraus geht meines Erachtens hervor — auch das vorher beschriebene indifferente Stadium zeigt dieses mit aller Deutlichkeit —, daß der craniale Abschnitt des freien Samenleiters durch Auswachsen eines Stranges von indifferenten Zellen aus dem unpaaren caudalen Abschnitt der Keimleiste entsteht. Eine Beteiligung von Peritonealzellen am Aufbau dieses Samenleiterabschnittes habe ich an meinen Präparaten nicht feststellen können. Eine Vermehrung der Peritoneal-







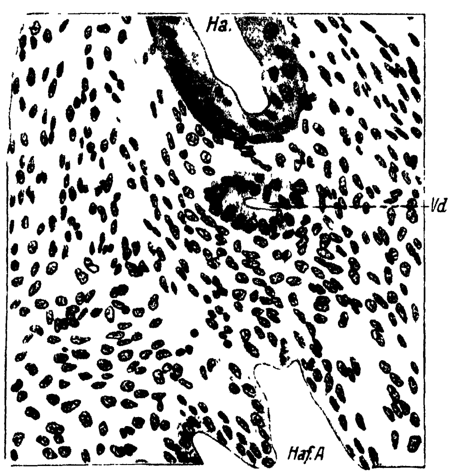


Abb. 32. Querschnitt durch den Hoden und seine Anhangsgebilde eines 1,64 cm langen Männchens von *P vulgaris* Tjerita, 7 II 1927. Susa, Hamalaun Eosin a) Querschnitt durch den Hoden. Vergr ZEISS Obj Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 ×, Tblg 152 b) Querschnitt durch die Samenblasenanlage Vergr. LEITZ Obj 7, Oc. 3, Tblg 152 Alle Abb. auf 4/5 verkl c) Querschnitt durch die Samenleiteranlage im cranialen Teil des Analpfropfes. Vergr wie b d) Querschnitt durch die Samenleiteranlage im caudalen Teil des Analpfropfes. Vergr. wie b. *Mm* Mesometrium, *Ms* Mesenterium des Darmes, *Sp.* Spermatogonien, *Vd* Samenleiter. *Ha.* Harnblase, *Haf.A* faltenartige Einbuchtung des Afters.

zellen konnte während dieser Vorgänge nicht beobachtet werden. Ebenso ist ein Einwandern von Peritonealzellen in die Samenleiteranlage nicht zu erkennen.

Weiter caudalwärts, in dem durch Bindegewebe zusammengefaßten einheitlichen Komplex von Enddarm und Harnleiter, dem Analpfropf, sind die Zellen, welche die Anlage des Samenleiters darstellen, wieder zu einem einheitlichen größeren Komplex angeordnet, der in Abb. 32c (*Vd.*) etwas tangential getroffen ist. Die Zellen heben sich durch ihr sehr dunkles Plasma deutlich von den Bindegewebszellen des Analpfropfes ab und sind im Begriff, sich radiär anzuordnen. Dieser Prozeß ist am weitesten im caudalen Abschnitt (Abb. 32d) fortgeschritten, in dem bereits ein größeres Lumen (*Vd.*) zu erkennen ist, das von einem einschichtigen Epithel umgeben wird. Um dieses legen sich peripher Bindegewebszellen und erzeugen so die bindegewebige Basalmembran. Das Lumen dieses Endabschnittes des freien Samenleiters erweitert sich dann noch etwas nach hinten zu und mündet an der Spitze der entodermalen, in die ectodermale, anale Zellverdickung hineinreichende Papille in einer Einbuchtung derselben.

Dieser Endabschnitt stellt also, wie es auch Essenberg (1923) bei *Xiphophorus helleri* beschreibt, eine Bildung sui generis dar. Sie entsteht nach meinen Beobachtungen selbständig aus indifferenten Zellen im Analpfropf ohne Beteiligung von Peritonealzellen und wächst nach vorn zu, um durch Verschmelzen mit dem durch Auswachsen des hinteren Teils der unpaaren Keimdrüsenanlage entstandenen vorderen Abschnitt einen einheitlichen Samenleiter zu bilden.

Für die Weiterentwicklung des Hodens ist das Auftreten des Hodenzentralkanals oder primären Samenleiters (Hann 1927) charakteristisch, was zum ersten Male bei einem Tier aus Tjerita von 1,85 cm Länge zu beobachten ist (Abb. 33a). Die Spermatogonien (*Sp.*) sind zu größeren Komplexen, den Hodenfollikeln, zusammengelagert, die ihre größte Ausdehnung in der Richtung senkrecht zum Samenleiter besitzen. Doch ist jede Spermatogonie noch von einem eigenen Follikelepithel umgeben, so daß die Cystenbildung nicht eingesetzt hat. Um diese Hodenfollikel befindet sich ein mehr oder minder großer Bezirk indifferenter Zellen, die als Stromazellen bezeichnet werden können. Im mittleren und hinteren Teil liegen noch die Urkeimzellen einzeln, von Follikelepithel umgeben, zwischen den Stromazellen. Im Hilus hat sich ein Teil der indifferenten Zellen mehr oder minder radiär angeordnet und bildet so den Hodenzentralkanal (*i Vd.*), der in der Mitte bereits ein enges Lumen aufweist, das durch Spaltbildung in dem zunächst soliden Zell-

strang entstanden ist. Dieser Zentralkanal steht jedoch mit den Hodenfollikeln noch nicht in Verbindung. An der Bildung seines Epithels beteiligen sich nicht die Urkeimzellen.

Caudalwärts, in der Gegend der späteren Samenblase, vereinigen sich die Anlagen der beiden Hodenzentralkanäle zu dem späteren freien Teil des Samenleiters (Abb. 33 b). In dieser Gegend ist durch Vermehrung der Keim- und indifferenten Zellen eine flügelartige Verbreiterung der



Abb. 33. Querschnitt durch den Hoden, die Samenblasenanlage und durch den Analpfropf eines 1,85 cm langen Männchens von *P. vulgaris*. Tjerita, 7. II 1927. Susa, Hämalaun-Eosin. a) Querschnitt durch den mittleren Teil des Hoden. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10×, Tblg. 152. b) Mittlerer Teil der Samenblasenanlage. Vergr. LEITZ Obj. 7, ZEISS Komp. Oc. 7×, Tblg. 152. c) Querschnitt durch den cranialen Teil des Analpfropfes. Vergr. LEITZ Obj. 7, ZEISS Komp. Oc. 10×, Tblg. 152. Alle Abb. auf 1/2 verkl. *Ha.* Harnleiter, *Mm.* Mesometrium, *Vd.* Samenleiter, *iVd.* intratesticularer Samenleiter, *Sbla.* Anlage der Samenblase, *Sp.* Spermatogonien.

Hoden eingetreten (*Sbla.*), welche die Weiterentwicklung der auf dem vorhergehenden Stadium beschriebenen Samenblasenanlage darstellt. Der mittlere und dorsale Teil dieser Verbreiterung enthält eine größere, follikelartige Anhäufung von Spermatogonien (*Sp.*), während der ventrale Bezirk bereits vollständig von indifferenten Zellen eingenommen wird, wie es auch in der die beiden Flügel verbindenden Brücke der Fall ist. In der Mitte dieser Brücke liegt der unpaare spaltartige Samenleiter, der mit einem indifferenten Epithel ausgekleidet ist. Er nimmt nach dem After zu ein mehr ovales Lumen an, das im Analpfropf leicht

unregelmäßig gefaltet ist (Abb. 33c, *Vd.*). Am Ende des Analpfropfes, in welchem der Samenleiter dicht dem Harnleiter anliegt, ist sein Lumen nur noch spaltförmig. In dem ihn auskleidenden Epithel, das sich durch seine intensivere Färbung aus seiner Umgebung stark hervorhebt, liegen die Zellen, deren Kerne länglich oval bis rund sind, noch teilweise unregelmäßig durcheinander. Der Samenleiter mündet an der Spitze der Anlage der Urogenitalpapille in einer Einsenkung der epidermalen, analen Zellverdickung, welche durch Rückbildung infolge Degeneration der Epidermiszellen bereits an Umfang abgenommen hat.

Bei einem Tier von 1.90 cm Länge aus Tjerita ist die Ausbildung des Hodenzentralkanals so weit fortgeschritten, daß er den Hoden in seiner ganzen Länge durchzieht. Doch ist er im cranialen Ende (Abb. 34a) noch als epitheliale Verdickung wahrnehmbar (*iVd.*), in welcher die späteren Epithelzellen unregelmäßig nebeneinanderliegen, während im mittleren und caudalen Teil bereits das Lumen voll ausgebildet ist. Der Samenleiter liegt in einer breiten Stromaschicht, die sich in das Mesometrium (*Mm.*) fortsetzt. Die Hodenfollikel treten als große, schlauchförmige Gebilde auf (*Hk.*), in welchen die Spermatogonien, deren Grenzen nicht deutlich erkennbar sind, und Follikelepithelzellen liegen. Sie stehen durch solide Zellstränge mit dem Hodenzentralkanal in Verbindung. Doch ist ihre bindegewebige Wandung noch nicht vollständig differenziert. Auf diesem Stadium ist ferner das Auseinanderrücken der Hodenfollikel infolge der starken Vermehrung des Bindegewebes und des Auftretens von kleinen Lakunen (*Lak.*), die besonders zahlreich in dem Stromagewebe um den Samenleiter vorhanden sind, auffällig. Sie sind wahrscheinlich mit einer eiweißartigen Flüssigkeit gefüllt und stehen miteinander in Verbindung. Eine ähnliche Erscheinung konnte auch Bohi (1904) in den Genitalfalten von 85 tägigen Embryonen des Lachses beobachten. Bei diesem Stadium liegen die mit Flüssigkeit gefüllten Lücken ebenfalls an der Basis der Genitalfalten und stehen hier mit einem im retroperitonealen Raume und in der Umgebung der Nieren gelegenen Lückensystem in Verbindung.

Die Hoden gehen kontinuierlich in die Region der Samenblasen über (Abb. 34b), die sich nur durch ihre starke, keilförmige Verbreiterung von ihnen abheben. Vom Samenleiter sind sie durch eine dorsale und ventrale Einschnürung deutlich getrennt, so daß sie in der Form bereits denjenigen geschlechtsreifer Tiere ähnlich sind. Das Wachstum der Samenblasen, an deren Basis vereinzelt kleine Gefäße und Kapillaren zu beobachten sind, erfolgt zunächst sowohl durch Vermehrung der Spermatogonien als auch der indifferenten Zellen. Letztere umgeben die

noch tubuliähnlichen, in Richtung der späteren Längs- und Querwände der ausgebildeten Samenblase gelegenen Anhäufungen von Spermatogonien (*Sp.*), zwischen denen ein Hohlraum oder die Anlage eines solchen in Gestalt einer epithelialen Verdickung nicht festzustellen ist. Ebenso zeigen die indifferenten Zellen noch keine epithelartige Differenzierung, und die Ausbildung von Bindegewebssepten hat ebenfalls noch nicht eingesetzt. Die indifferenten Zellen sind besonders stark an der ventro-

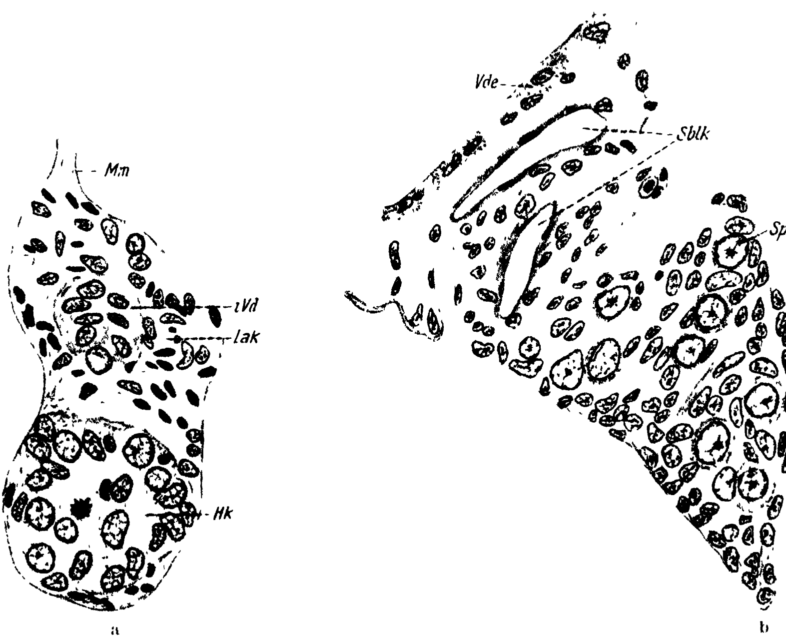


Abb. 34. Querschnitt durch den Hoden und die Samenblase eines 1,9 cm langen Männchens von *P. vulgaris*. Tjerita, 8. II. 1927. Susa, Hämalaun Eosin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc 10 ×, Tblg. 152. Aut. 4/5, verkl. a) Cranialer Teil des Hoden, b) Querschnitt durch die linke Samenblase. *Hk* Hodenkanälchen, *Lak.* Lakunen, *Mm* Mesometrium, *iVd* Anlage des intratesticularen Samenleiters, *Vde* Samenleiterepithel, *Sblk* Samenblasenkammern, *Sp* Spermatogonien.

lateralen Seite der Samenblase angehäuft und bilden so unter dem Peritonealepithel mehr oder minder starke Verdickungen, in welchen Spermatogonien fehlen. Die Spermatogonien (*Sp.*) sind von normaler Gestalt und weisen keine degenerativen Veränderungen auf. Ihr Kern ist bläschenförmig und von einer schmalen, schwach gekörnten Plasmazone umgeben. Er besitzt einen mehr oder minder zentral gelegenen Nucleolus, der durch ein chromatisches Netzwerk mit den am Rande der Kernmembran zusammengeballten Chromatinmassen verbunden ist. Die Kerne der indifferenten Zellen sind von länglich ovalem, zuweilen ge-

lapptem oder sogar mehr rundlichem Aussehen und stark chromatinhaltig. Doch erreichen sie nie annähernd die Größe von Spermatogonien, von welchen sie ferner durch das Fehlen des Plasmasaums stets einwandfrei zu unterscheiden sind.

Die beiden Samenleiter vereinigen sich weiter caudalwärts im Bereich der Samenblasen zu einem breiten, länglich ovalen Gang. Dieser ist in der Mitte dorsalwärts durchgebogen und besitzt ein großes Lumen, das von einem Epithel ausgekleidet wird, dessen Zellen bereits regelmäßig angeordnet sind. Die Urogenitalpapille ist noch besonders dorsal von Zellen der epidermalen, analen Verdickung umgeben, deren Auflösung immer weiter vorwärts schreitet.

Ein weiteres Stadium aus Tjerita von 2,3 cm Länge zeigt bezüglich des Hodens insofern eine Weiterentwicklung, als bei ihm durch Vermehrung der Hodenkanälchen (Abb. 35a, *Hk.*) eine Vergrößerung hauptsächlich in dorsoventraler Richtung eingetreten ist. Doch bildet der Hodenzentralkanal (*iVd.*) auch auf diesem Stadium im caudalen Ende noch einen soliden Zellstrang. Dagegen sind die Schichten der Stromazellen zwischen den Hodenkanälchen infolge Vergrößerung der letzteren stärker zusammengedrängt, so daß der Hoden wieder mehr ein kompaktes Aussehen zeigt.

Der dem caudalen Teil des Hodens anliegende extratestikuläre Samenleiter hat insofern einen Teil seiner Entwicklung vollendet, als sein Epithel von einer breiten Lage von Bindegewebszellen mit abschließendem Peritonealepithel umgeben ist. Spermatogonien sind in dieser Region nicht mehr vorhanden. Sie scheinen einer Degeneration anheimgefallen zu sein, worauf noch vereinzelte, stark zusammengeschrumpfte pyknotische Kerne hinweisen, die nicht Reste von Stromazellen darstellen.

Die Samenblasen (Abb. 35b) sitzen mit ihrer Basis den spaltförmigen Samenleitern (*Vd.*) auf und haben durch Vermehrung der Spermatogonien und Stromazellen bedeutend an Größe zugenommen. Im caudal gelegenen, basalen Teil sind bereits einige Hohlräume, die Kammern der Samenblasenschläuche, gebildet, die mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet sind. Zwischen diesen Epithelzellen liegen jedoch vereinzelt noch Spermatogonien, welche aber stets nach dem Lumen zu von flachen Epithel- bzw. Follikelepithelzellen begrenzt werden. Eine Beteiligung der Urkeimzellen an der Bildung des Epithels der Samenblasenkammern konnte nicht festgestellt werden. Vielmehr fallen dieselben auch in dieser Region allmählich der Degeneration anheim, was besonders aus den an der Basis des Epithels vorhandenen degenerierenden Zellen zu erschließen

ist. An der Stelle, an welcher eine Bildung der Hohlräume der Drüsenschläuche noch nicht eingetreten ist, liegen die Spermatogonien in Strängen, die epithelartig von jedoch erst teilweise radiär angeordneten indifferenten Zellen eingehüllt werden. In dieser Region erweckt das histologische Bild den Anschein, als ob eine Umbildung von Spermatogonien in Epithelzellen stattfinde. Denn wie es Abb. 35b deutlich zeigt,



Abb. 35. Querschnitt durch den Hoden und die Samenblase eines 2,3 cm langen Männchens von *P. vulgaris*. Tjerita, 7. II. 1927. Susa, Hämalaun-Eosin. a) Mittlerer Teil des Hoden. Vergr. Zeiss Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 7 [illegible], Tblg. 152. Auf [illegible], verkl. b) Mittlerer Teil der Samenblase. Vergr. Zeiss Obj. Ölimm. 2 mm, Leitz Oc. 3, Tblg. 152. Auf [illegible] verkl. *Hk* Anlage der Hodenkanälchen, *Mm.* Mesometrium, *Schl* Anlage der Samenblasenkammern, *Vd.* Samenleiter, *iVd.* Anlage des intratesticularen Samenleiters.

bilden die Spermatogonien große Komplexe, in welchen Kerne liegen, die einen Übergang von Kernen der Stromazellen zu denjenigen der Spermatogonien darstellen könnten. Doch handelt es sich, wie man bei der Durchsicht von Schnittserien feststellen kann, stets um mehr oder minder weit angeschnittene Kerne der Spermatogonien, wie es besonders an den Chromatinverhältnissen in diesen Kernen zu erkennen ist. Auffallend ist ferner die im Verhältnis zu den Keimzellen geringe Zahl von Stromazellen, die erst teilweise radiär angeordnet sind. Zwischen ihnen sind Kapillaren bereits bis in die Spitze der Samenblase gedrungen.

Der unpaare Samenleiter besitzt das bereits bei der Beschreibung der jüngeren Stadien erwähnte, noch nicht vollständig differenzierte Epithel. Er mündet auf einer Urogenitalpapille aus, die noch mit der Epidermis des Rumpfes durch eine mehrschichtige Lage plasmaarmer Zellen verbunden ist.

Die Weiterentwicklung der Hoden ist hauptsächlich durch Vergrößerung infolge Vermehrung und Wachstum der Samenkanälchen charakterisiert. Bei Tieren von 3,2 cm Länge aus Tjilatjap sind die Hoden kompakter geworden; doch liegen immer noch vereinzelt größere Anhäufungen von Stromazellen zwischen den Samenkanälchen, welche nur Spermatogonien und bereits einzelne Spermatocyten enthalten. Eine besonders starke Anhäufung von Stromazellen ist am Hilus um den Hodenzentralkanal zu beobachten. Er besitzt auf diesem Stadium ein nicht ganz durchgehendes Lumen, dessen Epithel noch nicht vollständig differenziert ist.

Die Samenblasen haben ebenfalls durch Zellvermehrung an Größe zugenommen Sie weisen jedoch in ihren mittleren und äußeren Teilen keine Hohlräume auf, sondern nur Stränge von Spermatogonien, die von indifferenten Zellen begrenzt werden. Die Gefäßversorgung ist stärker geworden. In den basalen Teilen differenziert sich deutlich das Bindegewebe, zwischen welchem an meinen mit Hämatoxylin nach Delafield und Eosin gefärbten Präparaten Nervenfasern nicht zu beobachten sind. Die Urogenitalpapille ragt bereits mit ihrem caudalen Ende frei vom Körper weg. Der mittlere und craniale Teil ist noch mit der Epidermis der Haut fest verbunden.

Bei Tieren von 3,70 cm Länge aus Tjerita ist die Spermatogenese bereits im Gange. Der Hoden (Abb. 36a) besitzt, abgesehen von seiner Größe, das Aussehen desjenigen eines geschlechtsreifen Tieres. Die Samenkanälchen sind durch schmale Bindegewebszüge voneinander getrennt; Inseln von Stromazellen sind überhaupt nicht mehr vorhanden. Im caudalen Teil sind die Samenkanälchen mit Spermatocyten und vereinzelten Spermatiden gefüllt. Die Wände werden jedoch noch größtenteils von Spermatogoniencysten eingenommen. In Ruhe befindliche Spermatogonien sind nur vereinzelt zu beobachten. Dagegen sind in den Samenkanälchen des mittleren und hinteren Teiles des Hodens nur vereinzelte Spermatogoniennester anzutreffen. In dieser Region herrschen Spermatocytencysten, Spermatiden und in einzelnen Samenkanälchen sogar Spermatozoen vor, welche bereits in den Hodenzentralkanal (*Vd.*) bis in die Gegend der Vereinigungsstelle zum unpaaren Samenleiter vorgedrungen sind. Der Samenleiter besitzt ein voll ausgebildetes

Epithel, in dessen Zellen im caudalen Bereich bereits Sekretionserscheinungen wahrzunehmen sind.

Trotz der so weit vorgeschrittenen Spermatogenese ist die Differenzierung der Samenblase noch nicht beendigt. Nur ihr caudaler Teil weist Kammern auf, die fast in die Spitze der Samenblase gehen und teilweise ein voll ausgebildetes einschichtiges Epithel besitzen. Doch liegen zwischen den Epithelzellen noch vereinzelt Spermatogonien.

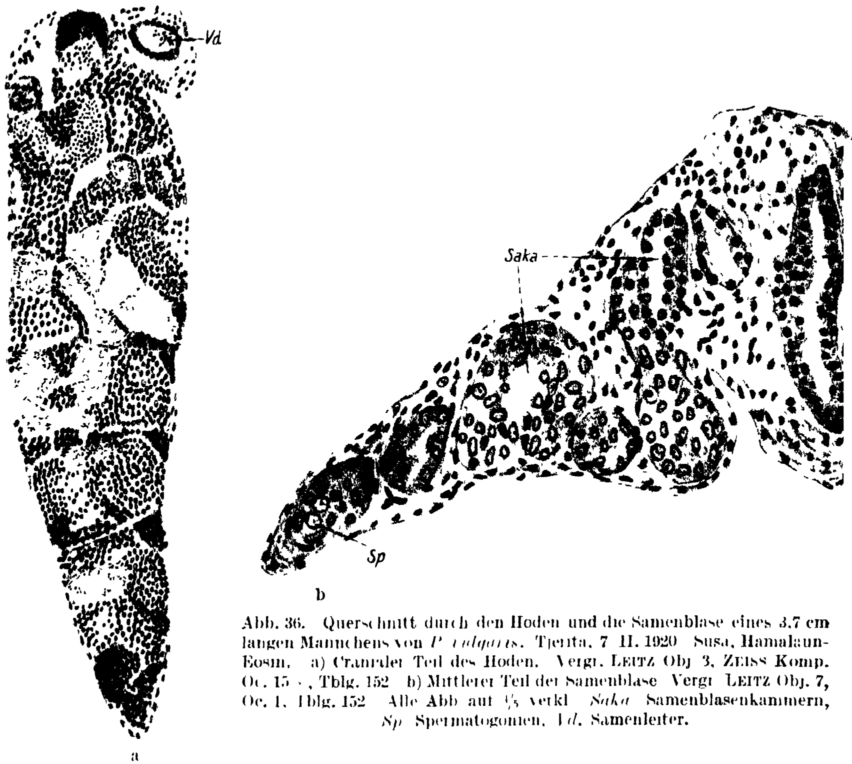


Abb. 36. Querschnitt durch den Hoden und die Samenblase eines 3,7 cm langen Männchens von *P. vulgaris*. Tjenta, 7. II. 1920. Susa, Hämalaun-Eosin. a) Cranialer Teil des Hoden. Vergr. LEITZ Obj. 3, ZEISS Komp. Oc. 15 ×, Tblg. 152. b) Mittlerer Teil der Samenblase. Vergr. LEITZ Obj. 7, Oc. 1, Tblg. 152. Alle Abb. auf 4/5 verkl. *Saka* Samenblasenkammern, *Sp* Spermatogonien, *Vd.* Samenleiter.

Auch die Stützschichten zwischen den Epithelien erreichen nicht die Größe derjenigen geschlechtsreifer Tiere, obwohl sie im Vergleich zu dem vorher beschriebenen Stadium schmaler und kompakter geworden sind. Spermatozoen sind, obwohl sie in dieser Region im Samenleiter zu beobachten sind, noch nicht in die Samenblasenschläuche eingedrungen, und das Epithel zeigt noch keine Sekretionserscheinungen. Der craniale Teil der Samenblase (Abb. 36b) ist in seiner Ausbildung noch weiter zurück. Hier sind die Samenblasenkammern (*Sak.*) erst in der Basis gebildet. Der mittlere und hauptsächlich der distale Abschnitt

enthalten solide Stränge, die mit den späteren Epithelzellen gefüllt sind, zwischen welchen sich vereinzelt Spermatogonien (*Sp.*) befinden, die sich weniger durch ihre Größe als durch die vorher beschriebene Chromatinanordnung im Kern von den Epithelzellen unterscheiden. Das zwischen den kompakten Samenblasenschläuchen liegende Stützgewebe ist noch ziemlich breit und locker und wird von einzelnen Kapillaren durchzogen.

Die Urogenitalpapille ist in ihrer ganzen Länge frei vom Körper. In ihrer Epidermis entwickeln sich bereits die Sinnesknospen.

Wieweit nun diese Verhältnisse in bezug auf die Entwicklung der Samenblasen und Hoden bei *P. vulgaris* aus Tjerita als normal anzusehen sind, kann ich an meinem Material nicht entscheiden. Denn ich konnte nur zwei Männchen dieser Größe untersuchen, die von demselben Fundort stammten. Die übrigen Tiere erwiesen sich als weiblichen Geschlechts. Doch zeigen diese beiden Männchen dieselben Verhältnisse. Deshalb wäre es von großem Interesse, festzustellen, wieweit dieses für andere Rassen derselben Art zutrifft, oder ob es sich um eine Erscheinung handelt, die in Zusammenhang mit der juvenilen Intersexualität zu bringen ist.

Diese wohl nicht als konform anzusehende Ausbildung von Hoden und Samenblase trifft fur *P. chrysospilos* nicht zu. Die drei nur zur Verfügung stehenden männlichen Tiere von 3,2—3,58 cm Länge aus Batavia — die Körperlänge ist nicht mit der von *P. vulgaris* zu vergleichen, da letztere Art im geschlechtsreifen Zustand kleiner als *P. chrysospilos* ist — weisen sich mehr entsprechendere Verhältnisse im Entwicklungszustand der Hoden und Samenblase auf. Da diese nach den Erfahrungen bei höheren Wirbeltieren als die normale anzusehen ist, soll darauf noch näher eingegangen werden.

Bei einem Männchen von 3,58 cm Länge ist der Hoden in seiner gesamten Ausdehnung von dem mit einem Lumen versehenen Hodenzentralkanal durchzogen (Abb. 37a, *Vd.*). Sein Epithel ist teilweise ausgebildet; nur stellenweise liegen die Epithelzellen noch unregelmäßig nebeneinander. Doch sind Anzeichen des Beginns einer sekretorischen Tatigkeit in den Zellen noch nicht zu erkennen. Die Samenkanalchen (*Sak.*) des caudalen Hodenabschnittes enthalten in ihrem basalen Teil mehr oder minder deutliche Lumina, deren Wandung ganz von dicht nebeneinanderliegenden, keine Cysten bildenden Spermatogonien (*Sp.*) eingenommen wird. Nur in den peripher gelegenen Abschnitten der Hodenkanälchen treten bereits Spermatogoniencysten auf, so daß diese Teile die Gestalt eines soliden Stranges besitzen, was be-

sonders für die gesamte Ausdehnung der cranial gelegenen Hodenkanälchen zutrifft. Im cranialen und mittleren Teil liegen die Hodenkanälchen dicht nebeneinander und sind nur durch Bindegewebssepten getrennt, wie sie für den Hoden geschlechtsreifer Tiere charakteristisch sind. Im caudalen Abschnitt dagegen sind vereinzelt noch größere Schichten von Stromazellen und lockeren Bindegewebszügen vorhanden, die sich bis an das Peritonealepithel erstrecken. Die Differenzierung der für den Hoden erwachsener Tiere charakteristischen Tunica propria hat noch nicht eingesetzt. Der caudale, extratesticuläre Teil des Hoden-



a



b

Abb. 37. Querschnitt durch den Hoden und die Samenblase eines 3,6 cm langen Männchens von *P. chrysospilos*, Batavia. Susa, Hämalaun-Eosin. a) Mittlerer Teil des Hoden. Vergr. LEITZ Obj. 7, ZEISS Komp. Oc. 7. Tblg. 152. b) Distaler Abschnitt des mittleren Teiles der Samenblase. Vergr. ZEISS Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 7. Tblg. 152. Alle Abb. auf $^{1}/_{5}$ verkl. *Mm.* Mesometrium, *Sak.* Samenkanälchen, *Saka.* Samenblasenkammern, *Sp.* Spermatogonien, *Vd.* Samenleiter.

zentralkanals ist durch eine breite, ringartig angeordnete Bindegewebsschicht, in welcher bereits kleine Gefäße liegen, mit der Wandung des Hodens verbunden.

Auf diesem Stadium ist im Gegensatz zu den vorher beschriebenen Verhältnissen bei *P. vulgaris* eine scharfe äußere Trennung von Hoden und Samenblase nicht eingetreten. Der caudale Hodenabschnitt geht allmählich in die Samenblase über, die in ihrer gesamten Ausdehnung bereits die für das geschlechtsreife Tier charakteristischen Drüsenschläuche besitzt (Abb. 37 b, *Saka.*), welche in den Samenleiter münden. Nur die Querwände, welche die Samenblasenschläuche der geschlechtsreifen Tiere teilweise durchsetzen, sind noch nicht gebildet. Vielmehr weisen

nur leichte, durch Ansammlung von Zellen entstandene faltenartige Verdickungen im Epithel auf ihre spätere Lage hin. Sie scheinen hauptsächlich an den Stellen gebildet zu werden, in welchen kleinere Blutgefäße an die äußere Seite des Epithels herantreten, wodurch ein intensiver Stoffwechsel in den Zellen dieser Region hervorgerufen wird, der zu einer erhöhten Teilungsgeschwindigkeit derselben führt. Wahrscheinlich beteiligen sich aber auch Wanderzellen an dem Aufbau der Querwände, da mitunter eine stärkere Ansammlung von ihnen an dem vorgewölbten Epithel wahrzunehmen ist. Vereinzelt sieht man sie sogar an diesen Stellen in die Epithelverdickung eindringen. Die Drüsenschläuche sind durch breitere Bindegewebslagen getrennt, in welchen Blutgefäße und Nerven verlaufen. Glatte Muskelfasern konnten nicht festgestellt werden. Das Epithel ist einschichtig und besteht aus Zylinderzellen mit mehr oder weniger glatten Kernen. Eine Sekretbildung ist in ihnen nicht zu erkennen. Zwischen den Epithelzellen, nach dem Lumen der Schläuche zu, liegen, von ersteren vollständig eingeschlossen, noch einzelne oder in kleineren Gruppen angeordnete Spermatogonien (*Sp.*) mit großen bläschenförmigen Kernen und schmalem Plasmasaum. Doch ist ihre Zahl im Vergleich zu derjenigen jüngerer Stadien sehr gering.

Der unpaare Samenleiter enthält ein großes Lumen, dessen Epithel ebenfalls noch nicht sezernierend tätig ist. Er mündet auf der Spitze der Urogenitalpapille, in welcher bereits die glatte Muskulatur gebildet ist und deren Epidermis vereinzelt Sinnesknospen aufweist.

Der weiteren Differenzierung der Samenblase geht die Reifung der Keimzellen parallel. Die Spermatogonien in den Samenblasen degenerieren, so daß die Wandungen der Samenblasenschläuche ein Epithel besitzen, das aus indifferenten Zellen gebildet worden ist. Gegen Ende der Spermatogenese treten dann die ersten Erscheinungen der Sekretbildung auf, die vollkommen den Vorgängen entsprechen, wie sie bereits für die Samenblase geschlechtsreifer Tiere beschreiben wurden.

b) Die Differenzierung des Ovars und die Entwicklung des Eileiters.

Das jüngste mir zur Verfügung stehende Tier ist ein 1,27 cm langer *P. vulgaris* aus Tjerita, welcher die Metamorphose bereits beendet hat und, nach der Differenzierung der Keimdrüsen zu urteilen, als ein Weibchen angesehen werden muß.

Die Ovarien sind von Peritonealepithel überzogen und ragen an einem kurzen Aufhängeband in die Leibeshöhle hinein. Cranialwärts erstrecken sie sich bis in die Gegend der ersten Rückenflosse. Der ent-

ovariale Eileiter ist bereits in Bildung begriffen. Im caudalen Abschnitt (Abb. 38a) liegt er als geschlossener, von Peritonealepithel ausgekleideter Kanal (*Eil.*) dorsal oder mehr median. Er teilt das Ovar in zwei Hälften. Der ventrale größere Teil enthält eine stärkere Anhäufung von Oogonien (*Oog.*), die einzeln von Follikelepithelzellen umgeben sind. Stellenweise liegen die Oogonien bereits in Nestern oder sind in Vermehrungsteilung begriffen. Stromazellen befinden sich hauptsächlich an der ventralen Seite dicht unter dem Peritonealepithel. Der dorsale Teil besteht aus einer mehr oder minder stärkeren Schicht von Stromazellen, zwischen welchen nur sehr vereinzelt Oogonien und Kapillaren liegen. Er geht in das Mesometrium (*Mm.*) durch einen breiten Hilus über. Stellenweise ist der entovariale Eileiter infolge Verdrängung durch die ventrale Masse der Oogonien nur als ganz schmaler Spalt sichtbar. Cranialwärts rückt er immer mehr an die Oberfläche des Ovars und ist zuletzt nur noch als Ovarialfurche, eine Einsenkung ins Ovar, vorhanden. Weiter nach vorn zu flacht sich die Furche immer mehr ab, bis von ihr überhaupt keine Spur mehr vorhanden ist. Dann bestehen die Ovarien nur noch aus einer soliden Leiste, in welcher zwischen Stromazellen Oogonien und Oogoniennester liegen. Dieses Stadium zeigt also, daß der entovariale Eileiter bei *Periophthalmus* durch seitliche Einfaltung des Ovars und durch allmähliches Verwachsen der beiden Ränder von hinten nach vorn gebildet wird, wie es z. B. von Jüngersen (1889) bei *Acerina vulgaris* beschrieben worden ist. Ein Verwachsen der beiden Ränder mit dem das Dach der Leibeshöhle auskleidenden Peritonealepithel und teilweise mit dem des Mesenteriums, wie es Weisshaupt (1925) bei *Girardinus reticulatus* beschreibt, findet bei *Periophthalmus* nicht statt.

Die paarigen Ovarien vereinigen sich caudalwärts zu einer unpaaren Leiste, die dicht an die Harnblase (Abb. 38b, *Habl.*) gerückt und mit ihrer Wandung nur durch eine feine Bindegewebsbrücke verbunden ist. Weiter caudalwärts verdickt sich diese Leiste durch indifferente Zellen (Stromazellen?), so daß sie sich aus mehreren, ventralwärts von Peritonealzellen begrenzten Zellagen zusammensetzt, in welchen keine Keimzellen vorhanden sind. Nur vereinzelt treten seitlich feine Lakunen (*Lak.*) auf. An den Seiten, d. h. den Fortsetzungen der Ovarien, ist diese Leiste stärker verbreitert und von dreieckiger Gestalt. Ein Kanal, welcher die Fortsetzung des entovarialen Eileiters darstellt, ist in diesen seitlichen Verdickungen nicht mehr vorhanden. Vielmehr werden sie vollständig von indifferenten Zellen und von zahlreichen Oogonien und Oogoniennestern ausgefüllt, von denen letztere mehr

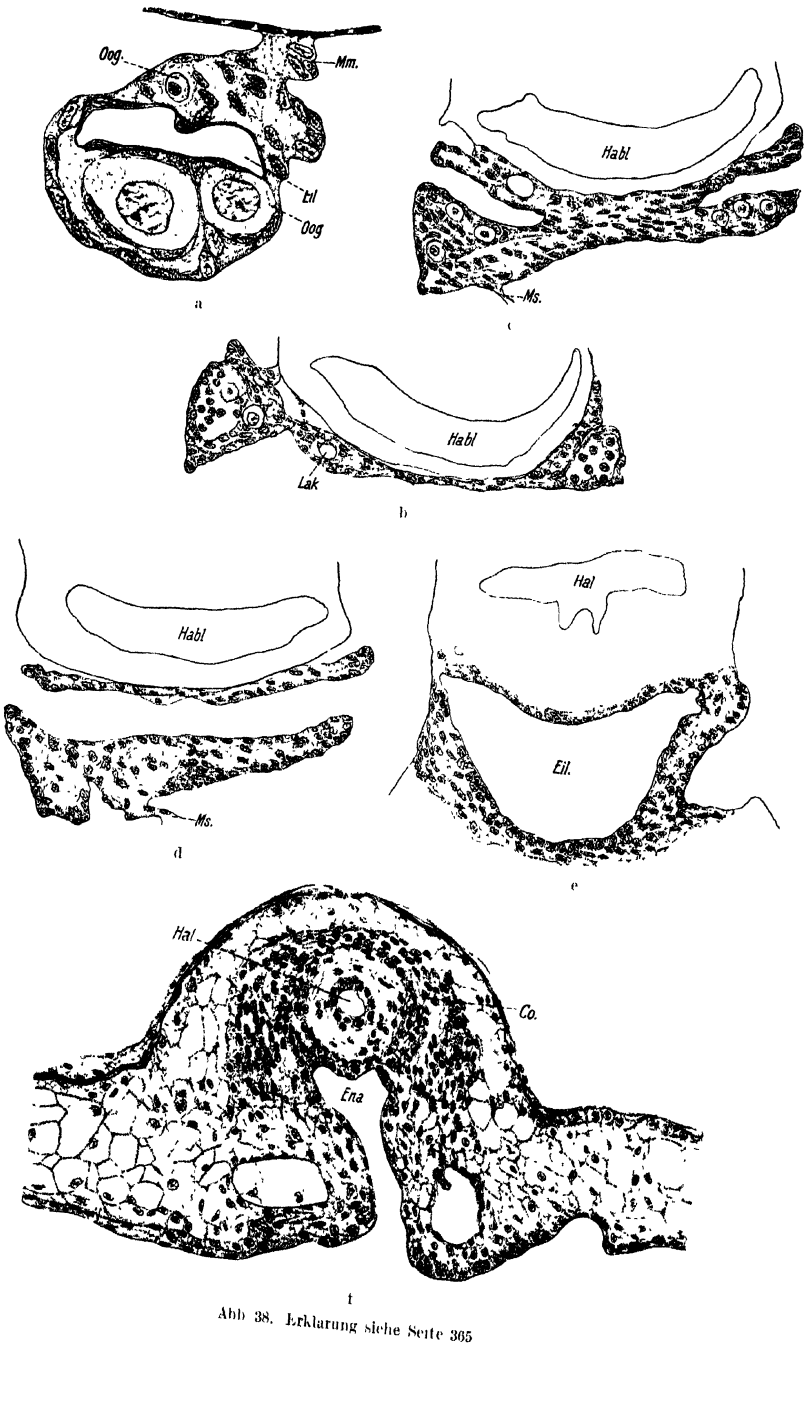


Abb. 38. Erklarung siehe Seite 365

zentral liegen. Der mittlere Teil dieser unpaaren Leiste wird caudalwärts immer breiter, so daß sich die seitlichen mit ihm verbundenen Fortsetzungen der Ovarien nicht mehr so stark von ihm abheben. Etwa 40 μ nach hinten von dem vorher beschriebenen Schnitt beginnt von beiden Seiten her eine Spaltung der soliden Leiste in einen dorsalen und ventralen Streifen (Abb. 38c). Der dorsale Streifen besteht nur aus somatischen Zellen und wird an den freien Flächen von Peritonealepithel überzogen. Er enthält größere Lakunen und liegt der ventralen Wand der Harnblase (*Habl.*) fest an. Die ventrale Leiste ist noch durch einen mittleren, nur aus indifferenten Zellen bestehenden Teil mit der dorsalen verbunden. Nur die seitlichen Teile, mitunter von dreieckiger Gestalt, sind durch eine keilartige Einbuchtung von der dorsalen Leiste getrennt. Sie enthalten noch Oogonien, welche von zahlreichen Stromazellen umgeben sind.

Bereits 15 μ weiter caudalwärts ist die vollständige Trennung der unpaaren, soliden Genitalleiste in einen dorsalen und ventralen Teil eingetreten. Ungefähr 45 μ hinter dem vorher beschriebenen Schnitt bietet sich folgendes Bild dar (Abb. 38d): Dorsal, von der Harnblase (*Habl.*) nur durch eine schmale Bindegewebslage geschieden, liegt eine mehrzellige Schicht somatischer Zellen, welche an den freien Seiten von Peritonealepithel überzogen ist. Sie enthält keine Keimzellen und ist an den oberen seitlichen Teilen nur durch einen schmalen Spalt teilweise von der Wand der Harnblase getrennt. Nur an einigen Stellen sind Kapillaren und Lakunen vorhanden. Die ventrale Leiste ist ganz von Peritonealepithel überzogen und enthält etwas seitlich verschoben die Wurzel des Mesenteriums (*Ms.*). Sie besteht ebenfalls nur aus völlig indifferenten Zellen, zwischen denen einzelne Kapillaren liegen. Oogonien sind in dieser Region nicht mehr vorhanden. Ist die Leiste in dieser Region noch stellenweise unregelmäßig verdickt und ziemlich umfangreich, so nimmt sie nach hinten zu beträchtlich an Breite ab. Doch setzt sie sich stets aus mehreren Lagen indifferenter Zellen zusammen. Dieser ventrale Teil des Eileiters biegt sich weiter nach dem Analpfropf zu an den Seiten nach oben und nimmt eine V-förmige Gestalt an. Die beiden

Abb. 38. Querschnitt durch das Ovar und die Anlage des Eileiters eines 1,27 cm langen Weibchens von *P. vulgaris* Tjilatjap, 8. II 1927 Susa Hämalaun-Eosin. a) Schnitt durch den mittleren Teil des Ovars Vergr ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm. Komp. Oc 15 ×, Tblg 152. In Tischhöhe gezeichnet. b) Schnitt durch den caudalen Teil des Ovars. Vergr. LEITZ Obj. 7. ZEISS Komp. Oc. 7 ×, Tblg. 152 Auf ¾ verkl. c) Ein 42 μ weiter caudalwärts gelegener Schnitt. Vergr. wie b. d) Ein 77 μ weiter von b caudalwärts gelegener Schnitt. Vergr wie b. e) Ein 189 μ weiter von b caudalwärts gelegener Schnitt. Vergr. wie b. f) Schnitt durch die Anlage der Urogenitalpapille Vergr. LEITZ Obj 7, Oc. 1, Tblg. 152 In Tischhöhe gezeichnet. Auf ¾ verkl *Co* Corium, *El* Eileiter, *Eha* epidermale, zur Harnleitermündung führende Einbuchtung, *Habl.* Harnblase, *Hal* Harnleiter, *Lak* Lakunen, *Mm.* Mesometrium, *Ms* Mesenterium, [illegible]

Schenkel dieser V-förmigen Leiste nähern sich immer mehr dem dorsalen Lager und verschmelzen schließlich mit ihm. So bilden die beiden Leisten ein größeres Rohr, das den cranialen Eileiterabschnitt darstellt. Aus dieser Bildungsphase ergibt sich also, daß der vordere Abschnitt des Eileiters in einer Ausdehnung von ungefähr 160 μ zunächst an beiden Seiten durch einen breiten Spalt mit der Leibeshöhle in Verbindung steht.

Der caudale Abschnitt des Eileiters (Abb. 38e) ist ein großlumiges Rohr, das mit einem plattenartigen Epithel ausgekleidet ist. Unter ihm liegt besonders ventral und lateral eine breite Schicht von indifferenten Zellen, die wohl entodermaler Herkunft sind. Dorsal sind sie nur in einer dünnen Lage zwischen dem Epithel und der Harnleiterwand (*Hal.*) vorhanden. In dieser Gegend, dem Analpfropf, liegen Eileiter (*Eil.*), Harnleiter (*Hal.*) und Enddarm in einem einheitlichen Bindegewebskomplex, in welchem auch der Eileiter unter starker Verengung seines caudalen Endes blind endet, ohne an das Epithel der in Entwicklung begriffenen Urogenitalpapille heranzutreten. Nur der Harnleiter (Abb. 38f, *Hal.*) mündet in einer tiefen Einbuchtung der epidermalen analen Zellage.

Die Weiterentwicklung ist durch den Durchbruch des Eileiters an der ventralen Seite der Spitze der Urogenitalpapille und durch die Umwandlung von Oogonien in Oocyten charakterisiert, was bereits bei Tieren von 1,85 cm Länge aus Tjilatjap der Fall ist. Erst nach diesen Vorgängen tritt eine Verschmelzung der seitlichen Ränder des cranialen Eileiterabschnittes ein, worauf nun näher eingegangen werden soll.

Der Verschluß der seitlichen Öffnungen des cranialen Eileiterabschnittes beginnt bei Tieren von 2,4—2,5 cm Länge, welche aus Tjerita stammen. Das Ovar weist in seiner gesamten Ausdehnung Oogonien, Oogoniennester und junge Oocyten ohne Dotter auf, die mehr auf der inneren Seite liegen. An der äußeren Seite befindet sich der durch Emfalten und Verschluß der Faltenränder entstandene entovariale Eileiter, welcher im vorderen Teil des Ovars, auf etwa zwei Drittel seiner Länge geschlossen und mit einem flachen, vom Peritonealepithel abstammenden Epithel ausgekleidet ist. Im hinteren Abschnitt des Ovars ist die Bildung des entovarialen Abschnittes des Eileiters noch nicht beendet, wie es Abb. 39a zeigt. Diese Abbildung stellt einen Querschnitt dar, welcher in der Gegend des in Abb. 38b dargestellten Schnittes geführt ist. Das Ovar besitzt auch in dieser Region Oogonien und Oocyten. Das Keimepithel liegt besonders lateral und ventral. An der äußeren

Seite wächst von der unteren und oberen Kante eine von Peritonealepithel überzogene und aus Stromazellen bestehende Falte nach der dorsalen bezw. ventralen Seite und läßt zwischen sich und dem Ovar

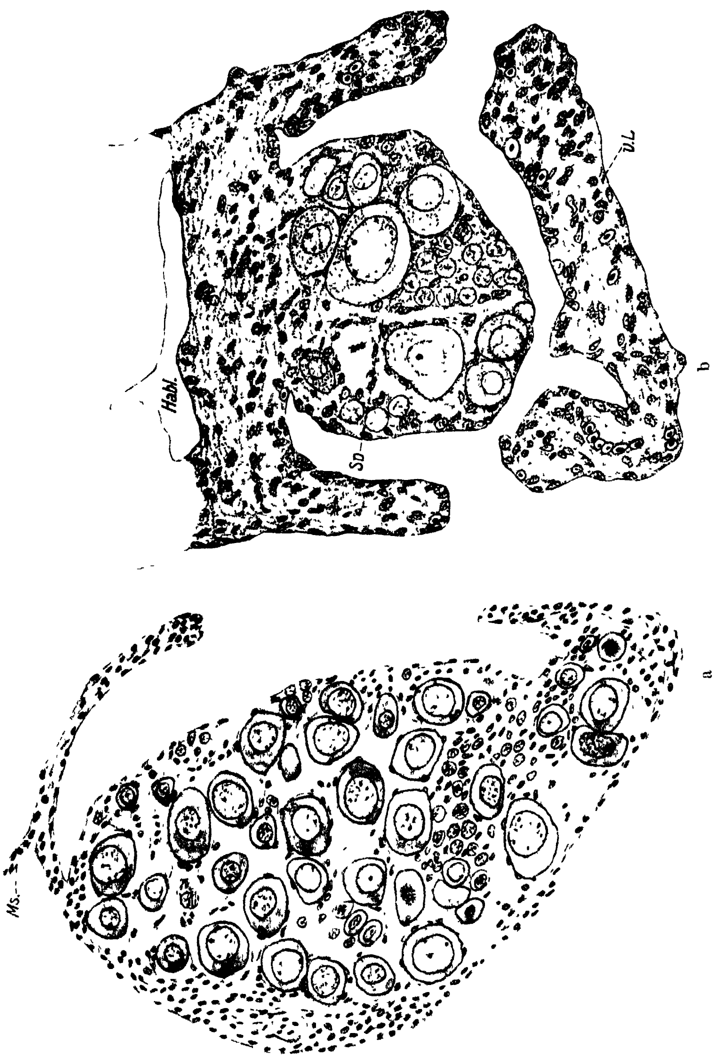


Abb. 39 Querschnitt durch das Ovar eines 2,5 cm langen Weibchens von *P. vulgaris*. Tjerita 7. II. 1927. Susa, Hämalaun-Eosin. a) Mittlerer Teil des Ovars Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, LEITZ Oc. 1, Tubus nicht ausgezogen. b) Querschnitt durch den cranialen Teil des Eileiters. Vergr. LEITZ Obj 7, ZEISS Komp. Oc. 7, Tblg. 152. Abb auf 3/4 verkl. *Habl.* Harnblase, *Ms.* Mesometrium, *Sp.* Spalt an der Vereinigungsstelle der beiden Ovarien, *v.L.* ventrale Leiste des Eileiters.

den größeren Hohlraum des entovarialen Eileiters entstehen. Dieser ist auch hier von Peritonealepithel ausgekleidet und nach Verschmelzen der beiden Falten zuerst als länglich sichelförmiges Gebilde an der äußeren Seite vorhanden.

Caudalwärts zieht sich das Keimepithel immer mehr von der ventralen Seite nach dorsal zurück, so daß an der Vereinigungsstelle der Ovarien zum unpaaren Eileiter eine ventrale Leiste vorhanden ist, die hauptsächlich aus indifferenten Zellen besteht, die sich später zu Bindegewebszellen differenzieren, zwischen welchen zahlreiche Kapillaren liegen (Abb. 39b, *vL.*). Diese ventrale Leiste ist noch von der dorsalen, die an jeder Seite eine Vorwölbung nach unten sendet, vollständig getrennt. Die dorsale Leiste besitzt eine weit nach unten hinabreichende Verdickung, die Fortsetzung des ovarialen Keimepithels, in der dicht gedrängt Oogonien und Oocyten liegen. In der Mitte dieser Keimleiste ist noch ein schmaler Spalt (*Sp.*) vorhanden, der die Verschmelzungsstelle der beiden Ovarien andeutet. Bei dem weiteren Wachstum des Ovars wird er von den Keimzellen vollständig verdrängt. Da auf jüngeren Stadien in dieser Region keine Oogonien bzw. Oocyten liegen (vgl. Abb. 38d), so müssen erstere vom caudalen Abschnitt des Ovars her eingewandert oder durch den Druck der wachsenden Oozyten hier hineingeschoben sein.

Der Eileiter mündet auf diesem Stadium an der Spitze der Urogenitalpapille, die sich vom Körper des Tieres noch nicht abgelöst hat, frei nach außen. Eine Differenzierung des Eileiterepithels ist noch nicht eingetreten.

Die vollständige Verschmelzung der lateralen Ränder des vorderen Eileiterabschnittes geht bei Tieren von 2,8—3,4 cm Länge vor sich, so daß er dann als ein durchgehendes Rohr ohne seitliche Öffnungen vorhanden ist. Das Ovar wird durch Vermehrung und Wachsen der Oocyten größer, wie es Abb. 40 von einem 3 cm langen Weibchen aus Tjerita zeigt. Da diese Stadien für die an anderer Stelle zu beschreibenden histologischen Vorgänge der transitorischen Intersexualität zum Vergleich von Wichtigkeit sind, so soll noch näher auf den Bau des Ovars eingegangen werden.

Das Ovar wird in seiner gesamten Ausdehnung von dem durch seitliche Einfaltung des Ovars entstandenen entovarialen Eileiter (*Eil.*) durchzogen. Im caudalen Abschnitt liegt er lateral, während er weiter nach vorn in die Mitte des Ovars rückt, so daß dieses fast in zwei gleiche Hälften getrennt ist. Diese hängen auf der unteren Seite durch die Wandungen der Ovarialhöhle zusammen, während dorsal der entovariale Eileiter durch eine Bindegewebsbrücke abgeschlossen ist. Der entovariale Eileiter ist mit einem zunächst noch flachen, von Peritonealzellen abstammenden Epithel ausgekleidet. Zu beiden Seiten, in die Ovarialhöhle hineinragend, liegt das Keimepithel, das aus Strängen von Oogonien besteht, welche an Bindegewebssepten und zwischen Stroma-

zellen liegen. Auch an der oberen äußeren Seite sind Stellen mit Keimepithel festzustellen, während sie an der ventralen bzw. medianen Seite weniger zahlreich sind. Die Ovarialhöhle ist mit Oocyten, welche noch keinen Dotter enthalten, ausgefüllt und wird von Bindegewebssepten durchzogen, so daß einzelne nicht vollständig abgeschlossene Kammern entstehen. Bei diesem Tier steht das Lumen des Eileiters auf der rechten Seite noch mit der Leibeshöhle durch einen breiten Spalt in Verbindung, während die linke Seite vollständig geschlossen ist. Doch weisen andere

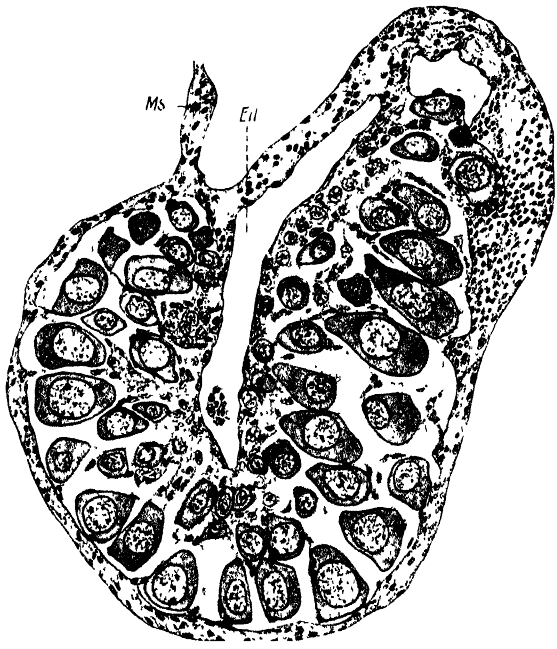


Abb. 40. Querschnitt durch das Ovar eines 3,02 cm langen Weibchens von *P. vulgaris*. Tjerita, 7. II. 1927. Susa, Hämalaun-Eosin. Vergr. Leitz Obj. 7, Oc. 2, Tblg. 150. Auf 2/3 verkl. *Eil* Entovarialer Eileiter, *Ms* Mesometrium.

Tiere derselben Größe bereits einen vollstandig geschlossenen Eileiter auf, so daß die oben gegebenen Längenmaße nur als relative Werte zu betrachten sind. Die Urogenitalpapille löst sich auf diesem Stadium im caudalen Abschnitt bereits vom Körper los, worauf jetzt nicht näher eingegangen werden soll.

Im weiteren Verlauf des Wachstums des Ovars bildet sich in den Eizellen der Dotter, worauf schon bei der Besprechung der Eientwicklung eingegangen worden ist. Die Ausbildung der endgültigen Gestalt des Eileiters kann nicht beschrieben werden, da mir entsprechende Stadien nicht zur Verfügung stehen.

c) Die Entwicklung der Urogenitalpapille.

Die Urogenitalpapille ist, wie bereits beschrieben, bei beiden Geschlechtern vorhanden und nur in ihrem Bau, nicht aber in ihrer Entwicklung verschieden. Deshalb soll die Entwicklung bei beiden Geschlechtern gemeinsam behandelt werden, im Anschluß an die bei der Darstellung der Keimdrüsenentwicklung angeführten Stadien, auf welche nur kurz hingewiesen zu werden braucht.

Als Ausgang für die Entwicklung der Urogenitalpapille soll das eingangs beschriebene indifferente Stadium dienen (Abb. 31). Bei diesem Tier mündet der After in ein breites, faltiges und stark verdicktes Epidermisfeld, das als Analfeld bezeichnet werden soll. Dieses Analfeld (Abb. 31c) besteht aus dicht nebeneinander liegenden Zellen, welche den pluripotenten Zellen des Stratum germinativum deshalb sehr ähnlich sind, weil in ihnen im Gegensatz zu den Deckzellen keine deutliche Sonderung von Endo- und Exoplasma eingetreten ist und die Interzellularräume kaum ausgebildet sind. Nur vereinzelte größere Spalträume, die keine Blutkörperchen enthalten, durchziehen in unregelmäßiger Anordnung das Analfeld. Die Kerne der Zellen sind von mehr rundlicher, gelappter Gestalt. Nur dicht um den Enddarm, also an Stellen besonderer Beanspruchung, zeigen sie eine ähnliche Form wie diejenige des Stratum germinativum. Nach den Seiten zu wird das Analfeld flacher und geht unter Vermittlung von langgestreckten, zylindrischen Zellen mit deutlich ausgebildetem Exo- und Endoplasma in die flachen, pflasterartigen Zellen der Körperhaut über, die bereits den Bau besitzen, wie er schon von Harms (1929) für die Haut erwachsener *Periophthalmus*-Arten beschrieben worden ist. In dieses Analfeld schiebt sich in fast horizontaler Richtung hinter dem Enddarm eine Papille (*Cop.*), welche die erste Anlage der Urogenitalpapille darstellt. Sie besteht aus einem schmalen Zapfen indifferenter Zellen, welcher peripher von der breiten Zellschicht des noch nicht bindegewebig differenzierten Coriums umgeben ist. Doch sind beide Anteile wegen der großen Ähnlichkeit ihrer zelligen Bestandteile nicht einwandfrei von einander zu trennen. Mit dem Harnleiter steht sie insofern in engem Zusammenhang, als er ihr eng anliegt. Die Anlage des Samenleiters ist auf diesem Stadium in dieser Region noch nicht vorhanden.

Mit dem weiteren Wachstum schiebt sich der mesodermale, vom Corium umgebene Zapfen caudalwärts in das Analfeld vor, wie es Abb. 38f zeigt. Ihm liegt der auf diesem Stadium noch blind in der Papille endende Eileiter an. Die den Harn- und Eileiter umgebenden mesodermalen

Zellen haben sich ringartig angeordnet und sind bereits vereinzelt zur Bildung von Bindegewebsfibrillen übergegangen. An der Peripherie der Anlage der Urogenitalpapille liegt ein breiter Streifen indifferenter Zellen, die sich stellenweise in lebhafter Teilung befinden. Der Beginn einer Differenzierung von Corium und Epidermis ist noch nicht zu erkennen. Ferner sind in dem gesamten Zellkomplex Lakunen vorhanden, die erst in den basalen Teilen Blutkörperchen enthalten. Auf diesem Stadium wird die Urogenitalpapille, abgesehen von der Einbuchtung des Analfeldes an der Harnleitermündung (*Eha.*), vollständig von den Zellen des Analfeldes eingeschlossen. Dieses setzt sich aus großen bläschenartigen Zellen zusammen, deren Kerne samt dem Endoplasma meistens dem Exoplasmasaum angelagert sind, so daß sie nach Fixierung mit Susa — nur solche Stadien konnten untersucht werden — leer aussehen. Ventral, zu beiden Seiten der zur Harnleitermündung führenden Einbuchtung liegen bereits größere, durch Auflösung der Zellen entstandene Hohlräume, in welchen noch vereinzelt Zellreste und degenerierende Kerne wahrzunehmen sind. Nach dem freien Rande des Analfeldes zu werden die Zellen flacher und bilden die Deckschicht, die sich in ihrem Bau nicht von derjenigen der übrigen Epidermis abhebt. Eine Neubildung dieser blasenartigen Zellen vom Stratum germinativum der Körperhaut wie auch von der ectodermalen Keimschicht der Urogenitalpapille findet nicht statt. Vielmehr scheinen erstere sich in Ruhe zu befinden, denn sie bilden am Corium eine einschichtige, aus flachen Zellen bestehende Lage, in der Mitosen nicht vorhanden sind.

Das Größenwachstum und die Differenzierung des Gewebes der Urogenitalpapille geht in gewisser Weise mit der Differenzierung der Keimdrüsen und ihrer Ausfuhrgänge, welche bei weiblichen Tieren von 1,8—2,0 cm Länge bereits an der Spitze der Urogenitalpapille in einer Einbuchtung des Analfeldes mit einer Öffnung oder wie der Samenleiter als solider Strang münden, parallel. Das Analfeld wird durch Degeneration und Abstoßen der degenerierten Zellen rückgebildet, während sich aus der breiten an der Peripherie der Anlage der Urogenitalpapille liegenden Zone indifferenter Zellen das Corium und die Epidermis derselben entwickeln. So werden allmählich die Zellen des Analfeldes vollkommen abgestoßen, welcher Vorgang auf der ventralen Seite der Urogenitalpapille bei Tieren von 2,6—2,8 cm Länge beendet ist. Dagegen bleibt die dorsale, den Rücken der Urogenitalpapille mit der Haut des Rumpfes verbindende Zellage noch längere Zeit erhalten.

Einen Querschnitt durch den mittleren Teil der Urogenitalpapille, bei der die Zellen des Analfeldes auf der ventralen Seite bereits voll-

ständig abgestoßen sind, stellt Abb. 41 dar. Er stammt von einem 2,85 cm langen Männchen aus Laboean, dessen Keimdrüsen dem in Abb. 35a dargestellten Stadium entsprechen. Der Harnleiter besitzt ein großes, von hohem einschichtigem Epithel ausgekleidetes Lumen und ist von einer in Bildung begriffenen Bindegewebslage umgeben, die sich in dem ihm anliegenden Teil fast vollständig differenziert hat. Sie erstreckt sich auch um den ventral vom Harnleiter liegenden und noch einen soliden Zellstrang darstellenden Samenleiter (*Vd.*), welcher bereits bis an die Epidermis der Urogenitalpapille reicht. Harn- und Samenleiter werden, wie beim erwachsenen Tier, von einem gemeinsamen, erst sehr schwach angedeuteten Ring von glatten Muskeln ein-

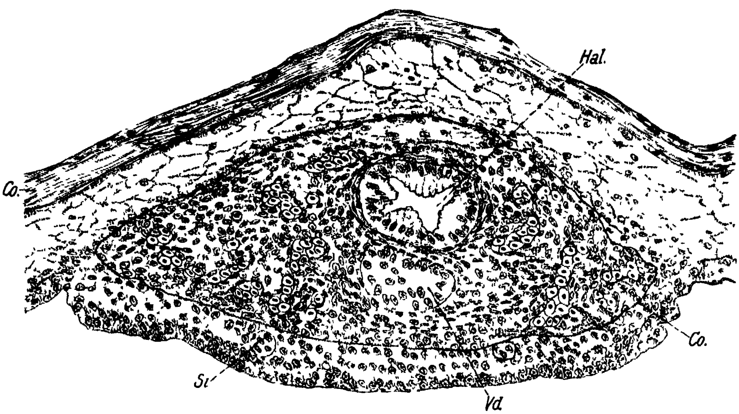


Abb. 41. Querschnitt durch die Urogenitalpapille eines 2,85 cm langen Männchens von *P. vulgaris*. Laboean, 7. II. 1927. Susa, Hämalaun-Eosin. Vergr. LEITZ Obj. 7, Oc. 1. Tblg. 152. Auf ⅔ verkl. *Co.* Corium, *Hal.* Harnleiter, *St* Anlage einer Sinnesknospe, *Vd* Samenleiter.

gehüllt. Der gesamte übrige mesodermale Bereich, die spätere äußere Bindegewebszone, besteht aus Bindegewebszellen, von denen letztere bereits feine Fibrillen gebildet haben. Elastische Fasern sind auf diesem Stadium nicht nachzuweisen. Dieser Zellkomplex wird von zahlreichen mit Blutkörperchen gefüllten kleineren Gefäßen und von Kapillaren durchzogen. Eine Bildung der lakunenartigen Hohlräume, wie sie bei den erwachsenen Tieren anzutreffen sind, hat noch nicht begonnen. Dieser mesodermale Teil wird in seiner gesamten Ausdehnung von einer feinen Coriumlamelle (*Co.*) begrenzt, welcher sich nach außen die Epidermis anschließt. Auf der ventralen Seite besitzt sie bereits eine stark entwickelte Lage von Deckzellen mit einer ausgebildeten Deckschicht. Doch ist der Unterschied zwischen den Zellen der Deckschicht und denjenigen der intermediären Lagen nicht so groß wie in der Haut. Ferner treten in ihr bereits die ersten Anlagen von Sinnes-

knospen (*Si.*) auf, welche durch die im Querschnitt ringartig angeordneten Zellen dicht über dem Corium dargestellt werden. Der epidermalen Deckschicht der ventralen Seite liegen keine von den degenerierenden Zellen des Analfeldes stammenden Reste auf. Dagegen ist der dorsale Teil, abgesehen von seiner Spitze, noch fest durch die großen blasenartigen Epidermiszellen des Analfeldes mit dem Corium (*Co.*) des Rumpfes verbunden. Auf dieser Seite liegt dem Corium der Urogenitalpapille nur eine schmale Zellschicht, das Stratum germinativum, auf. Während ihre Zellen im caudalen Abschnitt der Urogenitalpapille bereits zur Bildung von Deckzellen übergegangen sind, befinden sie sich im mitt-

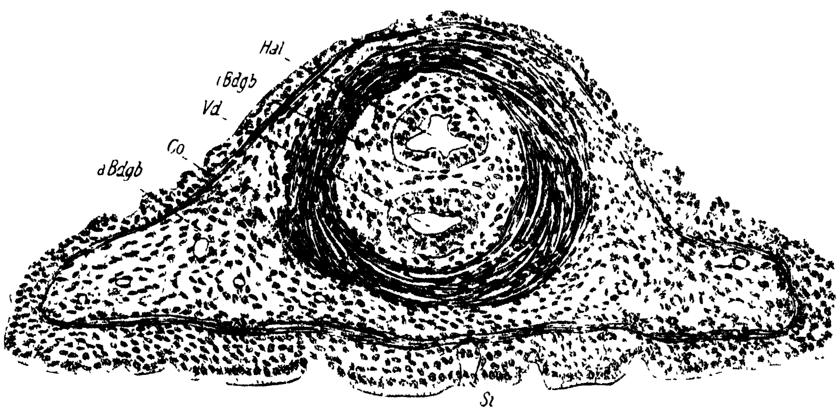


Abb. 42. Querschnitt durch die Urogenitalpapille eines 3,71 cm langen Männchens von *P. vulgaris*. Tjerita, 7. II. 1927. Susa, Hämalaun-Eosin. Vergr. LEITZ Obj. 7, Oc. 0, Tblg. 152. Auf ⅔ verkl. *aBdgb.* äußere Bindegewebszone, *iBdgb* innere Bindegewebszone, *Co.* Corium, *Hal.* Harnleiter, *Si* Sinnesknospe, *Vd* Samenleiter.

leren und vorderen Teil noch in Ruhe. Nur an den Seiten weist eine Anhäufung von intermediären Zellen auf die kürzlich eingesetzte Vermehrung der Zellen des Stratum germinativum hin. Anlagen von Sinnesknospen sind in dieser Region nicht vorhanden.

Mit dem weiteren Wachstum und der weiteren Differenzierung löst sich auch die dorsale Seite der Urogenitalpapille von der Epidermis des Rumpfes, so daß sie nur an ihrer Wurzel mit dem Körper in Verbindung bleibt. Dieses Stadium zeigt Abb. 42, ein Querschnitt aus der mittleren Region der Urogenitalpapille eines 3,7 cm langen männlichen Tieres aus Tjerita, dessen Keimdrüsen in Abb. 36a wiedergegeben sind. Die Urogenitalpapille ist in ihrem ganzen Umfang von einer mehrschichtigen Epidermis umgeben, die ventral bereits sehr breit ist und voll ausgebildete Sinnesknospen (*Si.*) enthält. An der oberen Seite dagegen besteht sie nur aus wenigen Zellagen, welche von den Ecken nach

dorsal zu an Zahl und auch an Umfang beträchtlich abnehmen, und in welchen Sinnesknospen erst in den seitlichen Teilen angelegt werden. Das unter der Epidermis liegende Corium (*Co.*) hat sich im Vergleich zu demjenigen des vorherigen Stadiums bedeutend verbreitert. Die äußere Bindegewebszone (*aBdgb.*) weist zwischen noch nicht vollständig ausgebildeten Bindegewebsfibrillen zahlreiche Lakunen, die nicht mit Blut gefüllt sind, und vereinzelt Kapillaren auf. Elastische Fasern sind noch nicht zu erkennen. Die glatte Ringmuskelschicht ist vollständig ausgebildet und schließt vollkommen den Bindegewebskomplex (*iBdgb.*) ein, in welchem Harn- und Samenleiter, ersterer mit voll entwickeltem Epithel und Lumen liegen.

Die endgültige Ausbildung des Schwellgewebes und der Muskulatur um den Harn- und Samen- bzw. Eileiter ist mit dem weiteren Wachstum des Tieres und der Differenzierung der Keimdrüsen verknüpft. Da entsprechende Stadien nicht untersucht werden konnten, so kann hierauf nicht näher eingegangen werden.

Zusammenfassend läßt sich also über die Entwicklung der Urogenitalpapille sagen, daß sie bei beiden Geschlechtern eine papillenartige Vorwölbung des Analpfropfes (mesodermaler Herkunft) in das epidermale Analfeld darstellt. Die sie umgebende Epidermis entwickelt sich aus dem Stratum germinativum, das dem zunächst aus indifferenten Zellen bestehenden und sich spät differenzierenden Corium anliegt. Dabei degenerieren die Zellen des Analfeldes, so daß die Urogenitalpapille, abgesehen von ihrem vorderen Teil, von der Epidermis des Rumpfes gelöst wird. Diesen Vorgängen geht die Differenzierung des mesodermalen Teiles der Urogenitalpapille parallel, wobei zuerst die innere Bindegewebszone, dann die Ringmuskulatur und zuletzt die äußere Bindegewebszone ausgebildet werden. Die venösen Hohlräume entstehen aus Kapillaren und kleinen Gefäßen.

Wieweit die Entwicklung der Urogenitalpapille der *Gobiiformes* mit derjenigen anderer Teleosteer übereinstimmt, läßt sich nicht entscheiden. Denn Untersuchungen über die Entwicklung der Urogenitalpapille anderer Knochenfische sind bis jetzt meines Wissens noch nicht ausgeführt worden.

8. Vergleich der Entwicklung der Geschlechtsorgane der Gobiiformes mit derjenigen anderer Teleosteer.

Vergleicht man zunächst die Vorgänge bei der Differenzierung der beiden Geschlechter, so ist hervorzuheben, daß bei den untersuchten Rassen von *Periophthalmus vulgaris* und bei *P. chrysospilos* normaler-

weise die Geschlechtsdifferenzierung erst nach der Metamorphose einsetzt. Doch sind trotzdem bei *P. vulgaris*, wie an anderer Stelle dargelegt werden soll, früh- und spätdifferenzierende Rassen im Sinne von R. Hertwig zu unterscheiden. Dagegen scheinen die Verhältnisse bei *Gobius* anders zu liegen. Denn noch planktonisch lebende *Gobius*-Larven aus der Nordsee[1] — eine Artbestimmung war mir nicht möglich — weisen bei einer Kopf-Schwanzwirbellänge von 1,2—1,5 cm bereits einwandfrei als männlich bzw. weiblich zu erkennende Keimdrüsen auf. Es bestände also die Möglichkeit, daß bei *Gobius*, ähnlich wie bei den Anuren, frühdifferenzierende Rassen vorliegen könnten, d. h. Einsetzen der Geschlechtsdifferenzierung kurz vor oder während der Metamorphose, was jedoch genauer an einem größeren Material festgestellt werden müßte. Doch bleibt dann immer noch die Frage nach der physiologischen Gleichwertigkeit der früh- bzw. spätdifferenzierenden Rassen von *Periophthalmus* mit denjenigen von *Gobius* bestehen. Denn durch die Metamorphose werden die *Gobius*-Larven veranlaßt, vom pelagischen zum litoralen Leben überzugehen, während die Larven von *Bole*- und *Periophthalmus* direkt ans Land gehen. Dafur, daß in der Metamorphose der zu der Familie der Gobiiformes gehörenden Arten ein Unterschied besteht, sprechen auch Fütterungsversuche mit Schilddrüse. Füttert man nämlich *Gobius pictus* (von Helgoland) längere Zeit mit frischer Schilddrüse, so tritt bei ihm nicht das Bestreben ein, an Land zu gehen, obwohl die Tiere dicht unter der Oberfläche des Wassers schwimmen und dauernd nach Luft schnappen. Sie gehen schließlich beim Fortsetzen der Fütterung zugrunde, was wohl auf eine Überdosierung mit Schilddrüse zurückgeführt werden kann. Dagegen konnte Harms (1929) durch Zusatz von Thyreoidin (Merck) oder durch Schilddrüsenfütterung bei erwachsenen *Periophthalmus chrysospilos* und *P. schlosseri* eine stärkere Landanpassung erzielen. Bei jungen Periophthalmen konnte, ähnlich wie bei den Amphibien, die Metamorphose jederzeit beschleunigt werden. Hieraus könnte der Schluß gezogen werden, daß sich die Metamorphose der *Gobius*-Arten zu derjenigen von *Periophthalmus* wie die Prometamorphose zu der eigentlichen Metamorphose der Anuren verhält, was noch durch weitere Untersuchungen klargestellt werden müßte. Ferner wäre noch zu erwähnen, daß eine Metamorphose wahrscheinlich nur bei den *Gobius*-Arten vorhanden ist, die das Meer bewohnen. Denn bei *Gobius fluviatilis* Bonelli, der ein Bewohner der Binnenseen und Flüsse ist, geht die Entwicklung direkt vor sich (Riedel 1911). Die

[1] Für die Überlassung dieses Materials möchte ich auch an dieser Stelle der Biologischen Station Helgoland bestens danken.

Jungfische wachsen heran, ohne daß sie ihre Lebensweise ändern. Von Interesse wäre deshalb in dieser Hinsicht auch eine Untersuchung der Süß- und Brackwassergobiiden der tropischen Zone, wodurch eine Analyse der die Metamorphose der Fische bedingenden Umweltfaktoren angebahnt werden könnte.

Der erste Unterschied am Genitaltractus bei der Geschlechtsdifferenzierung ist bei *Periophthalmus vulgaris* und auch bei *P. chrysospilos* durch die Anlage des freien Abschnittes des Samen- bzw. Eileiters gegeben, an welchen ein cranialer und ein caudaler Abschnitt unterschieden werden muß. Erst später geht die Bildung des Hodenzentralkanals und des entovarialen Eileiters und im Zusammenhang damit die Ausbildung der Hoden und des Ovars vor sich. Samen- und Eileiter sind in ihrem caudalen Abschnitt homolog. Sie entstehen in dem Analpfropf durch Zusammenlagerung mesodermaler Wanderzellen, zwischen welchen sich unter epithelialer Anordnung in der Mitte ein Lumen bildet, das cranial- und caudalwärts auswächst und nach vorn zu in Verbindung mit dem vorderen Abschnitt des Ei- bzw. Samenleiters tritt. Dieser Abschnitt ist also seiner Entwicklung nach ein Homologon zu dem Porus genitalis der Salmoniden, was zum Teil bereits von Weber (1887) angenommen wird, da er zu dem Ergebnis kommt, daß der Porus genitalis der Salmoniden das Homologon des Porus genitalis aller übrigen Teleosteer ist, deren Ovarium einen Ausführgang hat. Dagegen sind die cranialen Abschnitte des Samen- und Eileiters nur bedingt (inkomplett) homolog zu setzen. Zwar entstehen sie bei beiden Geschlechtern durch Auswachsen des caudalen Endes der zu einer unpaaren Genitalleiste verschmolzenen Keimdrüsen. Doch ist insofern ein Unterschied vorhanden, als beim männlichen Tier ein einfacher Strang indifferenter Zellen caudalwärts unter dem Peritonealepithel auswächst und das Samenleiterepithel durch radiäre Anordnung der indifferenten Zellen und durch Spaltbildung zwischen denselben entsteht. Beim weiblichen Tier schiebt sich gleichfalls dorsal unter dem Peritonealepithel ein von der unpaaren Genitalleiste ausgehender Streifen indifferenter Zellen nach hinten. Doch wächst noch, von diesem getrennt, aber gleichzeitig mit ihm, von der unteren Seite der Keimdrüse eine unpaare, ebenfalls aus indifferenten Zellen bestehende und von Peritonealepithel überzogene Platte aus, die durch das Mesenterium mit dem Darm verbunden ist. Durch Vereinigung der Ränder der beiden Platten entsteht so der craniale Eileiterabschnitt, der ebenfalls nur eine Fortsetzung des unpaaren Ovarialabschnittes darstellt, dessen Lumen aber im Gegensatz zum Samenleiter von Peritonealepithel ausgekleidet wird. Ob dieses sich

zu dem Eileiterepithel umdifferenziert oder durch indifferente Zellen ersetzt wird, konnte nicht festgestellt werden.

Hodenzentralkanal und entovarialer Eileiter dürfen dagegen nicht einander homolog gesetzt werden. Denn ersterer entsteht in der Gegend des Hilus durch Zusammentritt von indifferenten Zellen, zwischen welchen sich unter epithelialer Anordnung ein Lumen bildet. Der entovariale Eileiter aber entwickelt sich auf der äußeren Seite des Ovars, indem dieses leicht eingedellt wird und von seinem unteren und oberen Rande schmale Falten auswachsen, die nur indifferente Zellen enthalten und von Peritonealzellen umgeben werden. Durch Verwachsen der Ränder dieser Falten bildet sich ein Rohr, das zunächst ebenso wie der seine Fortsetzung bildende craniale Eileiterabschnitt von Peritonealepithel ausgekleidet ist.

Die Samenblasen, die im weiblichen Geschlecht keine homologen Anlagen bzw. vollentwickelten Organe besitzen, entwickeln sich aus den zu einem unpaaren Abschnitt verschmolzenen Hoden unter Degeneration der Spermatogonien und Bildung des Epithels der Samenblasenschläuche aus indifferenten Zellen. Sie stellen also gewissermaßen steril gewordene und mit einem sekretorischen Epithel ausgekleidete Samenkanälchen dar und bilden nicht eine Erweiterung des Vas deferens, wie Brock (1878) es für *Gobius* annimmt.

Zieht man nun zwischen diesen hauptsächlich an *P. vulgaris* gemachten Befunden einen Vergleich mit den in der Literatur niedergelegten Ergebnissen über die Differenzierung der Keimdrüsen und die Entwicklung der Ausführgänge, so ergibt sich zusammenfassend, daß sie bei den Teleosteern, nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen zu urteilen, nicht einheitlich vor sich zu gehen scheinen.

Was zunächst die Angaben über die ersten Erkennungsmerkmale von Hoden und Ovar anbetrifft, so sieht Hann (1927) bei *Cottus bairdii* in dem frühen Auftreten des Hodenzentralkanals ein Kriterium für den sonst in der Anordnung der Urkeimzellen vom Ovar nicht zu unterscheidenden Hoden. Dagegen gibt Essenberg (1923) bei *Xiphophorus helleri* als erstes Unterscheidungsmerkmal von Hoden und Ovar die Lage der Urkeimzellen an. Im jungen Hoden liegen nämlich die Urkeimzellen an der Peripherie, die Stromazellen im inneren Teil der Keimdrüsen, während im Ovar eine konzentrische Schichtung dieser beiden Zellelemente nicht vorhanden ist. Es scheinen also im jungen Hoden und Ovar von *Xiphophorus* dieselben Verhältnisse vorzuliegen, wie sie bei der geradlinigen Entwicklung der Keimdrüsen einiger Anuren (*Rana temporaria* u. a.) auftreten. Franz (1909) wiederum erblickt bei

Pleuronectes platessa den ersten Unterschied in den Bindegewebssträngen, die an der medianen Seite vom Cölomepithelüberzug in das Innere der Keimdrüsen eingewuchert sind. »Den jungen Hoden erkenne ich an der frühzeitigen histologischen Differenzierung der Genitalfalte, das entstehende Ovar aber an der morphologischen Umbildung derselben.« Ferner untersucht JÜNGERSEN (1889) bei mehreren Teleosteern die Differenzierung der Geschlechter. Bei *Zoarces viviparus* ist der Unterschied zwischen Hoden und Ovar der, daß beim jungen Ovar eine Verschmelzung der dicht beieinander gelegenen Anlagen in eine Masse eingetreten ist, »so daß auch in der Mitte Genitalzellen vorkommen, wo früher als Fortsetzung des Mesenteriums nur kleine Stromazellen sich vorfanden«. Beim männlichen Individuum sind dagegen die Hoden paarig geblieben. Ferner soll bei *Gobio* das Männchen an der viel breiteren Basis der Genitalfalte zu erkennen sein, und bei *Salmo fario* soll der gonale Teil der Genitalfalte beim Männchen weiter nach hinten reichen als beim Weibchen. Auch soll sich beim Weibchen die Keimseite der Genitalfalte viel stärker entwickeln als beim Männchen, was aber FELIX (1906) bei *Salmo salar* nicht bestätigen konnte.

Über die Entwicklung des Samenleiters liegen zahlreiche Angaben vor, die sich bei ein und derselben Art teilweise widersprechen, bei verschiedenen Arten aber beträchtlich voneinander abweichen. ESSENBERG (1923) findet bei *Xiphophorus helleri* eine ähnliche Entwicklungsweise des Samenleiters wie bei *Periophthalmus*. Doch sind es nach seiner Ansicht Peritonealzellen, welche die erste Anlage bilden, da er schreibt: »In both sexes the anterior portion of the duct is of peritoneal origin, and this is in all probability true of the posterior portion as well.« Bei *Girardinus reticulatus* dagegen findet WEISSHAUPT (1925), daß im Gegensatz zu der Anlage der Eileiter die Ausbildung der Hohlräume des Samenleiters in der Peritonealverdickung rein durch Spaltbildung erfolgt, wie es RATHKE (1836) allgemein für die Grätenfische, SCHNEIDER (1885) für *Cobitis fossilis* und *Phoxinus laevis*, JÜNGERSEN (1889) für *Zoarces viviparus* and andere Teleosteer, EIGENMANN (1897) für *Cymatogaster aggregatus* und FELIX (1906) für *Salmo salar* angeben. Einen Unterschied in der Entwicklung des vorderen und hinteren Abschnittes des Eileiters haben diese Autoren nicht feststellen können. HOFFMANN (1886) wiederum beschreibt bei *Salmo* die Ausbildung der Ausführgänge folgendermaßen: »Nach hinten besteht die Genitalfalte einfach aus erhöhten Peritonealzellen, welche sich einstülpen und so durch Rinnenbildung einen Kanal zur Entwicklung bringen, der den Ausführgang der Geschlechtsdrüse bildet; der so entstandene Kanal gleicht aber mehr

einem soliden Strang als einer wirklichen Röhre, in dem eine Lichtung anfänglich noch fast vollständig fehlt.« Nach BROCK (1881) tritt bei den *Sparidae* und bei *Serranus* das Vas deferens als einfache Spalte im Bindegewebe des Mesorchiums auf; die den Spalt auskleidenden Wandzellen wären also nichts anderes als Bindegewebszellen. Zu erwähnen wäre ferner die Ansicht MAC LEODS (1881), daß bei *Belone acus* der vordere Teil des Ausführganges die Verlängerung der Keimdrüse darstellt, während der hintere Teil ein Peritonealkanal, eine Verlängerung der Leibeshöhle ist. Durch Verschmelzen beider Teile entsteht dann der einheitliche Ausführgang. Doch liegen dieser Anschauung, die teilweise mit den Befunden an *Periophthalmus* übereinstimmt, keine genauen Beobachtungen zugrunde, da MAC LEOD die für das Verschmelzen beider Teile des Ausführganges wesentlichen Stadien nicht untersuchen konnte.

Wie aus dieser kurzen Literaturzusammenstellung hervorgeht, sind wahrscheinlich zwei Arten der Entwicklung des Samenleiters bei den Teleosteern vorhanden. Er kann einmal durch durchgehende Spaltbildung in einer einheitlichen peritonealen Leiste entstehen und ferner durch Verwachsen zweier getrennter Abschnitte, wie es von ESSENBERG (1923) beobachtet worden ist und auch für *Periophthalmus* zutrifft. Wieweit diese Ansichten sich jedoch aufeinander zurückführen lassen, muß erst durch weitere Untersuchungen, besonders aber durch Nachprüfung der älteren Angaben festgestellt werden.

Ebenso gehen die Ansichten über die Entwicklung des Eileiters noch weit auseinander. Denn nur bei *Girardinus reticulatus* (WEISSHAUPT 1925), *Xiphophorus helleri* (ESSENBERG 1923) und bei *Cymatogaster aggregatus* (EIGENMANN 1897) — vielleicht auch bei *Gasterosteus* (LICKTEIG 1913), *Acerina* und *Gobio* (JÜNGERSEN 1889) und *Clupea sprattus* (CUNNIGHAM 1887) — scheint ein ähnlicher Bildungsmodus wie bei *Periophthalmus* vorhanden zu sein.

WEISSHAUPT unterscheidet bei *Girardinus* »den im Bereich des Ovars liegenden Hohlraum, die Ovarialhöhle, von dem Hohlraum, der im Bereich des genitalzellfreien, die Fortsetzung des Eierstockes bildenden Gewebes liegt, also die Oviducthöhle«. Nach seiner Ansicht sind beide morphologisch und ontogenetisch ein einheitliches Gebilde und gehen kontinuierlich ineinander über. Ferner finde bei *Girardinus* ein Auswachsen einer ventralen Leiste, das »Oviductband«, statt, der eine dorsale Peritonealleiste gegenüberliegt, welche meines Erachtens nur aus indifferenten Zellen besteht, da die Ränder der Ovarien dorsal mit einer Verdickung des Peritoneums verschmelzen. WEISSHAUPT

findet ferner eine Abkammerung der Ovarialhöhle von vorn nach hinten und die der Oviducthöhle von hinten nach vorn. Es liegt also auch bei *Girardinus* ähnlich wie bei *Periophthalmus* der Fall vor, daß von cranial die Ovarialhöhle und von caudal die Oviducthöhle aufeinander zuwachsen, um durch Verschmelzen einen einheitlichen Eileiter zu bilden. Hieraus ist trotz der gegenteiligen Ansicht von WEISSHAUPT auch bei *Girardinus* auf die Anlage zweier getrennter Eileiterabschnitte zu schließen. WEISSHAUPT nimmt jedoch an, daß alle derartigen Beobachtungen und Vorgänge als eine in umgekehrter Richtung erfolgende Ovarialhöhlenbildung anzusehen sind, daß also kein Grund vorliegt, in dem gleichzeitig mit diesen Vorgängen verknüpften Gewebespaltungsprozeß, der den Durchbruch nach außen zu bewerkstelligt, einen selbständigen Bildungsvorgang zu sehen. Daß dieses dennoch sicher der Fall ist, zeigen die Untersuchungen von ESSENBERG (1923) an *Xiphophorus helleri*, einem ebenfalls lebend gebärenden Zahnkarpfen, was besonders durch seine Abb. 4—11 auf Tafel II deutlich veranschaulicht wird. Aus diesen Abbildungen ist ein Auswachsen einer peritonealen und einer ventralen Leiste von dem Ovar nach caudalwärts zu festzustellen. Diese beiden Leisten verschmelzen weiter nach hinten zu einem soliden Strang, während aus der Gegend des Analpfropfes ihm eine Oviductanlage entgegenwächst, welche bereits ein großes Lumen besitzt. Hieraus schließt ESSENBERG: »the female duct begins from an interior and a posterior primordium«. Doch läßt er den vorderen und auch den hinteren Abschnitt aus dem Peritoneum entstehen, was für den vorderen nur für das Epithel zutrifft. Die das Epithel umgebenden Zellen rühren nach meiner Ansicht wie bei *Periophthalmus* von indifferenten Zellen her, die unter dem Peritonealepithel bzw. im caudalen Abschnitt des Ovars liegen. Bezüglich des caudalen Abschnittes hält es ESSENBERG ebenfalls für wahrscheinlich, daß derselbe peritonealer Herkunft ist, welcher Ansicht ich mich ebenfalls nicht anschließen kann. Denn dieser Abschnitt tritt zum erstenmal deutlich wahrnehmbar im Analpfropf auf, setzt sich also aus indifferenten Mesodermzellen zusammen. EIGENMANN (1897) beobachtet bei *Cymatogaster aggregatus*, daß der Eileiter in seinem cranialen Teil als ein Spalt angelegt wird, dessen Dach von einer Peritonealverdickung gebildet wird »which ist the continuation of the dorsal ridge of the ovary«, und dessen ventrale Leiste ebenfalls durch Auswachsen des Ovars entsteht. Der caudale Abschnitt dagegen ist wahrscheinlich durch Auswachsen des bereits ausgebildeten cranialen Teiles entstanden. Eine ähnliche Erscheinung, als »Trichterbildung« beschrieben, stellt ferner JÜNGERSEN (1889) bei der Oviductentwicklung von

Acerina vulgaris und *Gobio fluviatilis* fest. Bei einem jungen *Gobio fluviatilis* von 22 mm Länge findet er folgende Verhältnisse: »Das Ovarium öffnet sich wieder lateral, jedoch nur auf einer kürzeren Strecke, und hinter diesem offenen Teil kommt nun ein ganz kurzer geschlossener, dessen Höhle sich trichterförmig im Peritoneum fortsetzt; darin haben wir augenscheinlich die Anlage des Oviducts vor uns. Der so angelegte Oviductkanal ist noch sehr kurz und scheint durch eine Spaltung im verdickten Peritonealepithel entstanden zu sein.» Ebenso findet er bei einem 19 mm langen Jungfisch von *Acerina vulgaris*, daß »weit hinter dem Vorderende der Harnblase die blinden Enden der Oviducte vorhanden sind, die nach vorn zu als Röhren sich verfolgen lassen; bedeutend vor der Harnblase vereinigen sie sich auf einer ganz minimalen Strecke zu einer Röhre, die sich dann am Anfang des Ovariums in die Leibeshöhle hin öffnet und in die offene Ovarialfurche übergeht«.

Ferner können auch die Angaben von CUNNINGHAM (1887) über die Entwicklung des Ovars von *Clupea sprattus* hier angeführt werden. Er gibt an, daß »posterior to the ovarian tube we find the germinal mass, together with the medial wall of the ovary, projecting freely like a genital ridge, while opposite to it externally is a slight ridge of the wall of the body cavity continuous with an outer wall of the complete ovarian tube. In tracing back the ovarian folds they are seen to become smaller and smaller, until they cease altogether. After the folds are no longer visible the pair of slightly thickened bands in the wall of the body cavity can still be recognised, though they are not prominent, and no further trace of ovary or oviduct can be seen.«

Dagegen kommt LICKTEIG (1913) nach Untersuchung an *Gasterosteus aculeatus* zu dem Ergebnis, daß »jede Beteiligung von unabhängig von der Ovarialhöhle entstehenden selbständigen Eileitern am Aufbau des Ovarialsackes ganz und gar auszuschließen sei«. Auch bei *Phoxinus laevis* konnte er diesen Schluß bestätigen, trotz der gegenteiligen Angaben von SCHNEIDER (1895), der bei dieser Art den Eileiter aus einem zwischen dem caudalen lumenlosen Ende und der Mündung der vereinigten Ureteren liegenden breiten Zellstrang durch Spaltbildung entstehen läßt. Eine ähnliche Entstehungsweise beschreibt auch VOGT (1882) für den Eileiter von *Phoxinus varius*. Er stellt fest, daß das Ovar sich verlängert, »pour former cet oviducte, qu'il s'acroît en arrière et se creuse, soit au milieu, soit latéralement«. Diese von LICKTEIG und VOGT beobachtete Entstehungsweise der Eileiter ist bereits von RATHKE (1836) angegeben worden. Nach seiner Angabe wachsen die Eierstöcke und Hoden der Grätenfische mit Ausnahme der weiblichen Salmen

»allmählich weiter nach hinten aus, erhalten in ihrem Innern eine mehr oder weniger deutliche Höhle, kommen dann dicht hinter dem After mit der Bauchwand in Berührung und brechen zuletzt nach außen durch«. Ei- und Samenleiter sind also seines Erachtens keine besonders für sich entstandenen Teile, sondern nichts weiter als Fortsetzung der Eierstöcke und Hoden.

Felix (1906) unterscheidet allgemein in seiner Gesamtübersicht über die Entwicklung des Teleosteeroviducts einen freien Eileiter, welcher caudal vom Eierstock und unabhängig von ihm entsteht, und den Endabschnitt. Der freie Eileiter geht aus einer Verdickung des Cölomepithels, welche mit dem epigonalen Teil der Genitalplatte in Verbindung steht, durch einfache Umlagerung und durch Auseinanderweichen der Zellen hervor und wächst nach beiden Seiten zu einem Rohr aus. Der Endabschnitt entsteht wohl durch Angliederung des Porus abdominalis an den freien Eileiter.

Ebenso nimmt Franz (1909) an, daß bei *Pleuronectes platessa* der Oviduct nicht als Fortsetzung des Ovars aufgefaßt werden darf, sondern als ein von den Cölomzellen abstammendes Gebilde sui generis. Doch hat diese Angabe nur einen hypothetischen Wert, da Franz angibt, daß er über die Entstehung des Eileiters keine Untersuchung angestellt hat. Zu erwähnen wäre noch an dieser Stelle seine Ansicht, daß der an das caudale Ende des Ovars ansetzende Ausführgang mit tubenförmiger Erweiterung die offene Mündung des Ovars umgreift und so mit demselben zusammenhängt, daß die Grenze beider von außen nicht zu erkennen ist.

Im Gegensatz zu der von Felix (1906) angegebenen Entwicklungsweise kam Hoffman (1886) nach Untersuchungen bei *Salmo* zu dem Ergebnis, daß nach hinten die Genitalfalte einfach aus erhöhten Peritonealzellen besteht, die sich einstülpen und so durch Rinnenbildung einen Kanal zur Entwicklung bringen, der den Ausführungsgang der Keimdrüse bildet. Zu dieser Ansicht ist auch neuerdings Hann (1926) nach Untersuchungen an *Cottus bairdii* gekommen, wenn er schreibt, daß »the oviduct and the ovarian cavity are founded by the fusion of the edges of a groove which is usually on the ventral surface of the genital fold«.

Schließlich wäre die nur teilweise durch Beobachtungen bestätigte Ansicht Mac Leods (1881) über die Eileiterentwicklung bei *Belone acus* anzuführen. Nach ihm stellt der vordere Teil des Ausführganges die Verlängerung der Keimdrüse dar; der hintere Abschnitt ist ein Peritonealkanal, der durch eine caudalwärts gerichtete Verlängerung

der Leibeshöhle gebildet wird. Der einheitliche Ausführgang soll durch Verschmelzung dieser beiden Teile entstehen.

Aus dieser Literaturübersicht ist wohl zur Genüge zu ersehen, daß auch heute eine einheitliche Auffassung der Entwicklung des Eileiters der Teleosteer, wie es bereits FELIX (1906) getan hat, noch nicht möglich ist. Besonders die älteren, aber auch die neueren Angaben bedürfen dringend einer erneuten Untersuchung, um eine endgültige Klärung herbeizuführen.

D. Die Geschlechtsorgane der Blenniiformes.

1. Literaturübersicht.

Die ersten Angaben über die Geschlechtsorgane der *Blenniiformes* stammen von RATHKE (1836). Bei *Blennius sanguinolentus* findet er im März, daß die Hoden nicht selten aus zwei verschieden gefärbten Teilen bestehen. »Der größere Theil ist bläulichweiß und halb durchsichtig wie Milchglas; der kleinere bildet an der nach innen und unten gekehrten Seite des Hodens einen schmalen röthlichweißen, ganz undurchsichtigen Streifen, der von dem anderen Theile scharf abgegrenzt ist und durch die ganze Länge des Hoden geht: an ihm verläuft der mäßig weite und dünnhäutige Samenleiter. Der erstere Theil besteht der Hauptsache nach aus lauter geraden, kurzen und wenig weiten Canälen, die alle divergierend von dem anderen Theile nach den Rändern und der äußeren Seite des Hoden auslaufen und gegen ihr Ende sich in zwei, drei oder auch, jedoch seltener, in vier gerade, kurze Äste spalten. Der andere Theil aber besteht aus den Fortsetzungen jener Canäle, welche Fortsetzung aber geschlängelte und gewundene Canäle darstellen, die nur dicker als jene sind, sich auch, wie es scheint, hier und da untereinander vereinigen und sich endlich in den Samenleiter ausmünden.« Über die Funktion des inneren Teiles gibt jedoch RATHKE nichts an. Diese Zweiteilung des Hodens wird von HYRTL (1850) bei *Blennius gattorugine* nicht erwähnt. Doch beschreibt er bei dieser Art näher die sackartig erweiterten Samenleiter, die er als »Samenblasen« ansieht, und die »Appendices prostaticae«, die dünnwandigen Schläuche, welche in die getrennt bleibenden, in einen Penis spurius übergehenden Ausführgänge beider Samenbläschen münden. Erst BROCK (1878) gibt wieder eine genaue Beschreibung des Hodens bei *Blennius sanguinolentus*, an welchem er einen äußeren, den »reifen Teil«, und einen inneren, den »unreifen Teil« unterscheidet. »Eigentümlicherweise ist dieser unreife Theil so vollkommen rückgebildet, wie man sonst schwer bei Fischen findet. Bei Betrachtung mit bloßem Auge oder bei schwacher Vergrö-

ßerung ist die Grenzlinie zwischen beiden Partien eine vollkommen scharfe: es scheinen lange geschlängelte Kanäle einem mit ihnen in gar keiner Verbindung stehenden drüsigen Organe aufzusitzen. Mustert man aber die Grenze unter stärkeren Vergrößerungen, so bleibt sie zwar nicht minder scharf, man sieht aber, daß die einzelnen Kanälchen sich in den unreifen Theil fortsetzen und daß die Grenze quer durch dieselben hindurchgeht, so zwar, daß eine fast reife Spermatozoenmutterzelle unmittelbar an das dem unreifen Hoden eigenthümliche, später zu besprechende Epithel stieß.«

Auch M'INTOSH und PRINCE (1890) beschreiben bei *Blennius pholis* einen äußeren und einen inneren Hodenanteil. »The outer or convex region is of a firmer texture and more translucent than other parts of the testis, being composed apparently of tubules containing spermatozoa. The whiter opaque region consists of aggregated sperm-sacs. The spermatic duct leading to the genital aperture is exceedingly wide, and on one side shoes a spermathecal enlargement, which, at first sight resembles an additional urinary bladder.«

Erst in letzterer Zeit beschäftigen sich CHAMPY und GLEY (1922) etwas eingehender mit der Entwicklung und Bedeutung des dem Hoden anliegenden Organs, das sie als Nebenhoden ansehen, dessen Sekret zur Anheftung der Eier dienen soll. Auf diese Arbeit, die vereinzelt mit meinen Beobachtungen nicht übereinstimmende Angaben enthält, soll bei Besprechung der eigenen Ergebnisse näher eingegangen werden.

Aus dieser Literaturübersicht ist also zu ersehen, daß der Bau und die Funktion der Geschlechtsorgane der *Blennius*-Arten noch niemals in ihrem gesamten Umfange eingehend untersucht worden ist. Nur die äußere Form der Urogenitalpapillen und ihrer Anhänge ist bei zahlreichen *Blennius*-Arten des Mittelländischen Meeres vergleichend morphologisch von GUITEL (1893) bearbeitet worden. Über den anatomischen Bau des Urogenitalapparates von *Clinus superciliosus* und *Cl. despicillatus* machen CUVIER und VALENCIENNES (1836) und GÜNTHER (1876) nähere Angaben, und RAUTHER (1909) gibt eine eingehende Darstellung des Copulationsorganes zweier südwestafrikanischer *Clinus*-Arten.

Im Gegensatz zu den *Gobiiformes* weisen die Geschlechtsorgane der *Blenniiformes* keinen einheitlichen Bau auf. Vielmehr ist bei den Arten dieser Familie eine Differenzierung und funktionelle Änderung in dem Maße zu beobachten, in dem die Tiere an das Landleben angepaßt sind. Aus diesem Grunde erweist sich eine gesonderte Behandlung

der einzelnen Arten als notwendig. Diese soll in der Weise ausgeführt werden, daß zunächst bei Arten, die noch gar nicht ans Land gehen können und außerhalb des Wassers nach kurzer Zeit sterben, die morphologischen Einzelheiten der Geschlechtsorgane, nach Möglichkeit auch der sekundären, dargelegt werden. Von dieser Grundlage aus soll dann die Differenzierung der Geschlechtsorgane bei den *Blennius-*, *Petroscirtes-* und *Salarias*-Arten weiter verfolgt werden, ohne daß durch diese Anordnung eine phylogenetische Reihe aufgestellt werden soll.

2. Tripterygium nasus Risso.

Den am einfachsten gebauten Urogenitaltractus besitzt unter den von mir untersuchten *Blenniiformes Tripterygium nasus* aus der Adria. Diese Tiere sind noch in keiner Weise dem Landleben angepaßt. Sie gehen außerhalb des Wassers sofort zugrunde und vertragen sogar sehr schlecht einen längeren Aufenthalt in einer Transportkanne, so daß es im Gegensatz zu den anderen *Blennius*-Arten nicht möglich gewesen ist, sie lebend nach Tübingen zu bringen. Wieweit sie durch Schilddrüsenfutterung in dem Sinne beeinflußt werden können, daß sie, wie z. B. *Blennius pavo*, ans Land gehen, bedarf noch der Untersuchung. Wahrscheinlich werden aber derartige Versuche, aus der starken Hinfälligkeit und den Lebensgewohnheiten dieser Art zu schließen, nur einen negativen Erfolg aufweisen.

Die Hoden (Abb. 43), welche in der Leibeshöhle nach vorn bis in die Gegend der ersten Strahlen des zweiten Rückenflossenteiles sich erstrecken, sind von gedrungener, im Querschnitt schwach sichelförmiger Gestalt. Auf ihrer Innenseite liegt das drüsige Organ, der Nebenhoden (*Nh.*), durch welches die Samenkanälchen zu dem Samenleiter ziehen. Bereits beim lebenden Tier hebt sich dieses Organ durch seine gelb-rötliche Farbung infolge starker Durchblutung deutlich vom Hoden ab. An seiner ventralen Seite nimmt der kurze, gedrungene Samenleiter seinen Ursprung. Er ist an seiner Basis nicht sackartig erweitert und verjüngt sich nur unbedeutend nach der Vereinigungsstelle mit dem Samenleiter des anderen Hodens. Diese Vereinigungsstelle der beiden Samenleiter liegt noch vor dem Analpfropf innerhalb des caudalen Bereiches der Hoden. Der unpaare Samenleiter mündet an der Spitze einer stumpfen kegelförmigen Papille (Abb. 44a, *Up.*) in einen Sinus urogenitalis, in welchen auch der Harnleiter eintritt. Diese Papille ist schwach erigierbar und an ihrer vorderen Seite vom Analfeld (*Af.*) bedeckt.

Was den feineren Bau des Hodens anbetrifft, so ist er zur Zeit der Brunst von einer schmalen, nur aus wenigen Fasern bestehenden

Bindegewebshülle umgeben, die sich nicht deutlich vom Peritonealepithel abhebt. In dieser Bindegewebshülle sind nur spärlich glatte Muskelfasern vorhanden. Ebenso sind Kapillaren nur vereinzelt wahrzunehmen. Einen ähnlichen Bau weisen auch die intertubulären Septen auf. In ihnen liegen an den Verzweigungsstellen nur einzelne drüsenartige Zellen mit großen Kernen, die wohl als interstitielle Zellen anzusprechen sind. Ferner treten noch zwischen dem Nebenhoden und den Bindegewebssepten isolierte, von einer bindegewebigen Kapsel umgebene Komplexe von großen Zellen auf (Abb. 45), deren Natur nicht einwandfrei festgestellt werden konnte. Es handelt sich gewöhnlich um Ansammlungen von 30 bis 50 Zellen, die einen großen, bläschenförmigen Kern besitzen. Ein Nucleolus ist in ihnen stets vorhanden, was auf der Abbildung deshalb nicht immer zum Ausdruck kommt, weil die Zellen nicht in einer Ebene liegen. Die chromatische Substanz ist in einem netzartigen Gerüst angeordnet, das knotenartige Verdickungen aufweist. Größere Zusammenballungen von Nucleolarsubstanz sind besonders an der Kernmembran zu beobachten. Das Plasma dieser Zellen ist fein granuliert; die Körnchen sind zuweilen fadenartig nebeneinander



Abb 43. Querschnitt durch den Hoden von *Tripterygium nasus* Risso. Kfk. 22. V. 1929 Susa, Eisenhämatoxylin Säurefuchsin. Vergr. 85 × *Nh* Nebenhoden

gelagert. Lipoide konnten nach Fixierung mit ZENKERscher Flüssigkeit und nachfolgender Behandlung mit 1%iger Osmiumsäure nicht nachgewiesen werden. Ebenso ist eine Chromaffinität nicht zu erkennen.

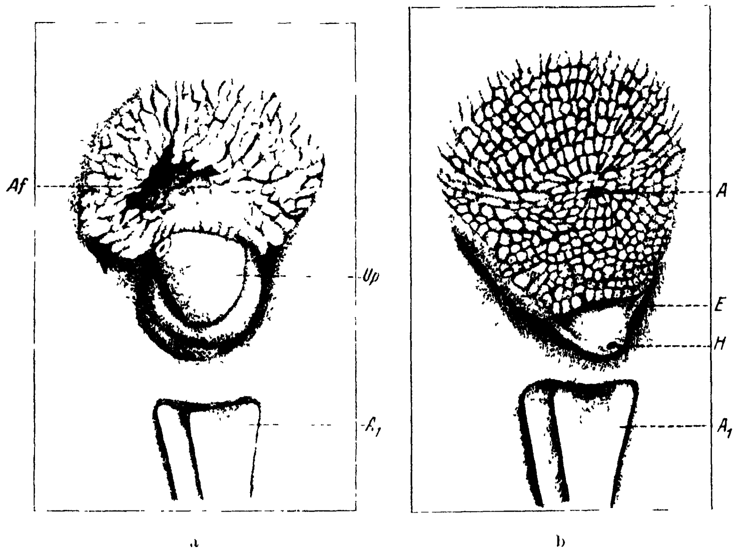


Abb. 44. a) Afterfeld eines Männchens von *T. nasus*. Susa. *Af* After, A_1 erster Analflossenstrahl, *Up.* Urogenitalpapille. b) Afterfeld eines Weibchens von *T. nasus*. *A* After, *E.* Eileitermündung, *H.* Harnleitermündung.

Obwohl die Möglichkeit bestände, daß diese Zellen im Zusammenhang mit dem Nebenhoden standen, vielleicht nur abgesprengte Stücke von ihm darstellen könnten, so ist doch diese Frage ohne entwicklungs-

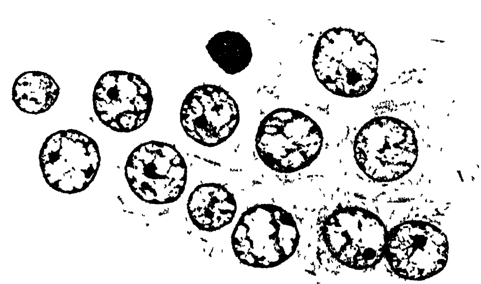


Abb. 45. Enteroaffiner Zellkomplex aus dem Hoden von *T. nasus*. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 20×, Tblg. 152. Auf 3/4 verkl.

geschichtliche Untersuchungen allein nach dem morphologischen Bilde nicht zu entscheiden. Denn das Fehlen der Lipoidkörner, die Anordnung der Granulae und ihre Farbreaktionen, besonders aber die Kern-Plasma-

relation sprechen gegen diese Annahme. Vielleicht käme noch eine Beziehung dieser Zellen zum Interrenalsystem in Betracht. In diesen Zellkomplexen ist ferner die Degeneration einzelner Zellen beachtenswert. Denn als Beginn eines solchen Prozesses sind wohl die Schrumpfungserscheinungen derjenigen Kerne anzusehen, bei denen sich die Nucleolarsustanz und das Chromatin zusammenballen. Solche Kerne färben sich mit Eisenhämatoxylin fast schwarz und weisen kaum irgendwelche strukturelle Einzelheiten auf. Ferner ist um sie stets ein heller, homogener Plasmasaum vorhanden.

Im Hilus des Hodens liegt das eingangs erwähnte drüsige Organ. Es wird von zahlreichen Kapillaren durchzogen, die stets eine Intima aufweisen und sich an der freien, dem Hoden abgekehrten Seite in größeren Gefäßen, Arterien und Venen, vereinigen. Das Organ besteht aus großen polyederartigen Zellen (Taf. 2, Abb. 1), die dicht nebeneinander liegen, stets aber durch eine deutlich wahrnehmbare Wandverdickung, welche bei Azanfärbung als bläuliche Membran hervortritt, getrennt sind. Vereinzelt sind interzellularenähnliche Lücken vorhanden, die wahrscheinlich durch die Fixierung entstanden sind. Der bläschenförmige, chromatinarme Kern enthält nur in wenigen Fällen einen als Nucleolus anzusprechenden Körper. Das Plasma ist mit feinen, mit Azan sich hellbraun bis rötlichbraun färbenden Körnchen angefüllt, die mitunter strahlenartig um ein Zentrum angeordnet sind. Diese Körnchen nehmen bei Färbung mit Eisenhämatoxylin keinen Farbstoff an, erscheinen jedoch nach Konservierung mit ZENKERscher Flüssigkeit unter nachfolgender Osmierung und Färbung mit Safranin dunkelbraun, ähnlich wie in den Zellen des Interrenalsystems. Sie besitzen keine Chromaffinität. Auch eine Sekretbildung, wie sie in dem später zu beschreibenden Nebenhoden der *Blennius*-Arten zu beobachten ist, konnte nicht festgestellt werden; ebensowenig eine Abgabe der Sekretkörnchen an die Kapillaren. Dagegen befinden sich in den dieses Organ durchziehenden Samenkanälchen vereinzelt spärliche Sekretreste, die wahrscheinlich nur aus den Zellen dieses Organs stammen. Auffallend ist noch der Gehalt an lipoid- und fettartigen Substanzen, die als feine Tröpfchen bei geeigneter Konservierung zwischen den Granulae sichtbar werden.

Durch diesen Drüsenkomplex ziehen die Fortsetzungen der Samenleiterkanälchen als dünne oder vereinzelt sogar als sehr dicke, leicht gewundene Röhren zu dem Samenleiter. In ihrem Anfangs- und Endteil sind sie zunächst noch von Bindegewebsfasern, Fortsetzungen der Hodensepten bzw. der Basalmembran des Samenleiterepithels um-

kleidet. Der mittlere Teil wird von den Drüsenzellen gebildet, welche an dieser Stelle epithelartig angeordnet sind. Doch ist auch in dieser Region ein Übertritt von Sekret und Lipoidkörnchen in die samenführenden Kanälchen nicht zu beobachten. Zwar färbt sich der Rand der Epithelzellen mit Azan blau. Da aber diese Erscheinung ebenfalls an den Zellgrenzen auftritt, so ist sie wohl mit einem sekretorischen Prozeß nicht in Beziehung zu bringen.

Über die Funktion dieser Drüse, welche dem Nebenhoden der *Blennius*-Arten homolog ist, kann nach diesen rein morphologischen Untersuchungen nichts ausgesagt werden. Wahrscheinlich stellt sie bei Tripterygium ebenfalls einen Nebenhoden dar, worauf die geringen Sekretmengen in den sie durchziehenden Samenkanälchen hinweisen, wenn auch das Sekret nach seinem färberischen Verhalten zu schließen, eine andere Konsistenz, vielleicht sogar eine andere chemische Zusammensetzung als dasjenige des Nebenhodens der *Blennius*-Arten besitzen muß. Möglicherweise könnte eine jahreszyklische Bearbeitung ihre Bedeutung klarlegen.

Die Samenkanälchen vereinigen sich zu dem nicht sackartig erweiterten Samenleiter. An seiner Wandung (Taf. 2, Abb. 5) liegt unter dem Peritonealepithel eine stärkere Bindegewebshülle (*Bdgb.*), in der nur vereinzelt elastische Fasern, nie aber glatte Muskelfasern nachweisbar sind. Unter dieser Bindegewebsschicht befindet sich die Muskulatur, die sich aus zwei Lagen glatter Muskeln zusammensetzt: einer peripheren Ring- und einer inneren Längsmuskellage (*Rm.* und *Lm.*), welche allmählich ineinander übergehen. Zwischen den Muskelzügen sind einzelne lockere und elastische Fasern und Nerven vorhanden. Ferner wird die Samenleiterwand noch von Kapillaren (*Kp.*) durchzogen.

Das Samenleiterepithel ist einschichtig und durch eine deutlich erkennbare Basalmembran (*Ba.*) von der inneren Längsmuskelschicht getrennt. Es besteht aus pflasterartigen, mitunter sogar kubischen Zellen, die im feingekörnten Plasma einen großen Kern besitzen. Doch konnte ich eine Sekretbildung, wie sie im Samenleiter von *Periophthalmus* eingangs beschrieben wurde, nicht beobachten. Da die Tiere kurz vor Abgabe der Spermatozoen konserviert wurden — die zahlreichen im Samenleiter vorhandenen Spermatozoen weisen darauf hin —, so müssen andere Vorgänge an dem Samenleiterepithel eine Rolle spielen, welche die Sekretbildung physiologisch ersetzen können. In das Epithel schieben sich unter Vorwölbung der Basalmembran zahlreiche Kapillaren (*Kp.*). Es kommt aber nie zu einer direkten Verbindung derselben

mit dem Samenleiterlumen. Vielmehr ist immer noch ein schmaler Plasmasaum der benachbarten Epithelzellen den Kapillaren vorgelagert, der es mitunter nicht verhindern kann, daß einzelne rote Blutkörperchen in den Samenleiter gelangen. Doch scheint dieses sehr selten vor sich zu gehen, so daß dieser Vorgang keine bedeutende Rolle spielen kann.

Über die Bedeutung des Eindringens der Kapillaren in das Epithel — man wäre mitunter versucht, von einem »respiratorischen Epithel« zu sprechen — ist kaum etwas sicheres auszusagen. Nur ist hervorzuheben, daß es keinen pathologischen Vorgang darstellt, wie es in viel stärkerem Maße unter wesentlich abweichenden Erscheinungen bei Entzündung des Darmes der Fische zu beobachten ist (SCHEURING 1925). Denn sämtliche sieben von mir untersuchten Männchen wiesen diese Erscheinung auf.



Abb. 46 Querschnitt durch den caudalen im Analpfropf gelegenen Teil der Wandung des Samenleiters von *T. nasus* mit sich loslösenden Epithelzellen. Křk, 21. V. 1929 Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 20×, Tblg. 152. Auf 1/1 verkl. W Wand des Samenleiters.

Ein weiterer, ebenfalls als normal anzusehender Vorgang ist das Ablösen einzelner Epithelzellen des Samenleiters, was bei sämtlichen von mir untersuchten Männchen, die bereits Spermatozoen im Samenleiter enthielten, zu beobachten war. Dieses Ablösen scheint im caudalen Teil des Samenleiters einzusetzen und von hier aus sich cranialwärts auszudehnen.

Die Epithelzellen (Abb. 46) runden sich zunächst gegen einander ab, so daß zwischen ihnen Lücken entstehen. Ihr Plasmaleib streckt sich allmählich in die Länge, wobei die Zellen sich zapfenartig in das Lumen hineinstrecken. Der Kern scheint seine Lage nicht zu ändern, denn er bleibt immer peripher. Schließlich kommt es zur Ablösung einzelner Zellen. In den abgelösten Zellen bleibt der Kern zunächst noch peripher, um sich später mit einem gleichmäßig breiten Plasmasaum zu umgeben. Degenerationserscheinungen sind an ihm nicht festzustellen. Das feingekörnte Plasma sendet parapodienartige Vorwölbungen aus, wodurch leicht das Bild einer parasitierenden Amöbe vorgetäuscht werden könnte. Die abgelösten Epithelzellen vermischen sich mit den Spermatozoen und werden wahrscheinlich bei der Befruchtung ausgestoßen. Die Re-

generation des Epithels, die nicht eingehender beobachtet werden konnte, geht wohl von den in der normalen Lage verbleibenden Zellen aus. Wahrscheinlich nimmt auch ein Teil der vorgestreckten, jedoch nicht losgelösten Zellen die Ruhelage wieder ein, da im Verhältnis zu der Zahl der vorgestreckten Zellen nur sehr wenig losgelöste im Samenleiterlumen zu finden sind.

Das Loslösen von Epithelzellen des Samenleiters während der Spermaabgabe scheint bei den Knochenfischen eine häufigere Erscheinung zu sein. Denn STEPHAN (1902) beschreibt bereits frei sich im Samenleiter befindliche Zellen, »qui sont des cellules de revêtement des parois du canal tombées dans son intérieur«. Doch geht er nicht näher auf den Vorgang des Ablösens dieser Zellen ein.

Was die Bedeutung dieser Erscheinung anbetrifft, so möchte ich sie als physiologischen Ersatz für die fehlende Sekretbildung der festsitzenden Epithelzellen ansehen. Ob sie jedoch im losgelösten Zustand das Sekret bilden, wie STEPHAN es annimmt, bedarf noch weiterer Untersuchungen. Denn die Körnchen im Plasma geben keine für Prosekrete bzw. Sekrete charakteristische Färbung. Auch STEPHAN hat den färberischen Nachweis nicht erbringen können.

In der Spitze der Urogenitalpapille vereinigen sich der Samen- und der Harnleiter zum Sinus urogenitalis, dessen Lumen zwar im Querschnitt dieselbe Größe wie dasjenige des Samenleiters besitzt. Es ist jedoch mit einem Epithel ausgekleidet, welches dem Harnleiterepithel vollkommen gleich ist (Taf. 2, Abb. 6). Das Epithel (*E.*), das durch vorspringende Bindegewebszüge (*Bdgb.*) in leichte Falten gelegt wird, besteht aus hohen, zylindrischen Zellen, deren Grenzen meistens nicht deutlich wahrzunehmen sind. Die Kerne sind länglich oval und chromatinreich, besitzen aber nie einen kompakten Nucleolus. Das Plasma ist fein granuliert. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin nehmen die Körnchen einen leicht dunklen Ton an. Nach Azanfärbung erscheinen die im basalen Teil gelegenen Körner rötlich-violett, die peripheren bläulich. Diese Farbe nimmt auch die freie Zellmembran an. Da jedoch außer der besonderen Färbung der peripheren Körnchen Anzeichen einer Sekretbildung bzw. -abgabe nicht vorhanden sind, so ist wohl das Epithel des Sinus urogenitalis als nicht sekretorisch tätig anzusehen. In der schwach trichterartigen Mündung wird dieses Epithel durch die Epidermis ersetzt, die sich von derjenigen der Urogenitalpapille nicht scharf abhebt. Jedoch besitzt sie im Gegensatz zu letzterer keine Eiweiß- und Schleimzellen.

Die Urogenitalpapille (Taf. 2, Abb. 7) ist von einer vielschichtigen,

am Rande leicht gewellten, stellenweise tiefeingebuchteten Epidermis (*Ep.*) überzogen, welche denselben Umfang wie diejenige des Rumpfes besitzt. Die äußeren Zellen des Stratum corneum sind uhrschalenförmig eingedellt, während die tiefer liegenden die normale polyedrische Gestalt aufweisen. Der distale Teil der Papillenepidermis ist frei von Eiweiß- und Schleimzellen. Ebenso fehlen in dieser Region Sinnesknospen. Erst in der caudalen Hälfte treten vereinzelt Eiweißzellen auf, zu denen weiter basalwärts vereinzelte Schleimzellen hinzutreten, die nur in den Falten des Analfeldes besonders zahlreich sind. Sinnesknospen sind nicht immer festzustellen. Es kommen höchstens auf drei Längsschnitten von 8 μ Dicke ein bis zwei von ihnen vor, die, wie die Schleimzellen, hauptsächlich im basalen Teil liegen.

Unter der Epidermis befindet sich eine breite Coriumschicht (*Co.*), die einzelne Faserzüge, mitunter sogar zapfenartige Vorwölbungen in die Epidermis sendet. Ihr liegt, durch eine schmale, aus lockeren und elastischen Fasern bestehende Schicht getrennt, eine Lage quergestreifter Muskeln (*Mu.*) an, welche sich im mittleren und analen Teil der Urogenitalpapille ringartig um den Harn- und Samenleiter legt. Dieser Muskel nimmt seinen Ursprung an den Bindegewebszügen des Analpfropfes kurz nach Eintritt des Harn- und Samenleiters in die Urogenitalpapille. Zunächst liegt er nur dorsal und seitlich um die Ausführgänge. In der Region des Afters wird er zu einem Ringmuskel, der, von cranial nach caudal an Umfang abnehmend, noch vor dem Sinus urogenitalis aufhört, und dessen Muskelfasern etwas schräg zum Harn- bzw. Samenleiter gestellt sind.

Bereits Cuvier und Valenciennes (1836) bilden diesen Muskel, den Musculus bulbo-cavernosus, für die männliche Urogenitalpapille von *Clinus superciliosus* ab und vergleichen ihn in seiner Funktion mit dem Musculus ischio-cavernosus der höheren Wirbeltiere, da diese Art lebendgebärend sein soll. Da nun *Tripterygium nasus* – auch für *Clinus argentatus* (Guitel 1893) und wahrscheinlich für *Cl. despicillatus* (Gunther 1876) trifft es zu – ovipar ist und der Muskel in der Urogenitalpapille beider Geschlechter auftritt – und zwar ist er beim Weibchen sogar stärker ausgebildet als beim Männchen –, so kommt ihm die von Cuvier und Valenciennes zugeschriebene Funktion nicht zu. Vielmehr tritt er nur bei der Besamung der Eier bzw. der Eiablage in Tätigkeit, indem er zum schnellen Ausstoßen der Eier und der Spermamasse beiträgt und eine leichte Versteifung der Urogenitalpapille bedingt.

Der Raum zwischen dieser Muskelschicht und der Basalmembran des Harn- bzw. Samenleiters wird von einer stark entwickelten Binde-

gewebslage (*i.Bdgb.*) ausgefüllt, die sich aus lockeren und elastischen Fasern zusammensetzt. Zwischen ihnen liegen, besonders um die Ausführgänge und vereinzelt parallel zu diesen schmale Bündel glatter Muskelfasern, die zu keiner einheitlichen Längsmuskelschicht zusammengelagert sind. Der gesamte, innerhalb des Ringmuskels sich befindliche Komplex wird von einzelnen Nerven und zahlreichen Kapillaren durchzogen. Größere Gefäße sind nur an der Basis der Papille vorhanden. Venöse Hohlräume, wie sie besonders ausgeprägt in der Urogenitalpapille von *Periophthalmus chrysospilos* auftreten, fehlen vollständig.

Die Urogenitalpapille weist also, entsprechend ihrer Funktion, einen verhältnismäßig einfachen Bau auf. Zwar ist sie bezüglich der Muskulatur differenzierter als diejenige der Urogenitalpapille des Welses *Plotosus anguillaris* (Eggert 1929). Dagegen fehlt ihr die äußere Längsmuskellage, die von Surbeck (1900) für die männliche Urogenitalpapille von *Cottus gobio* beschrieben wurde.

Einen wesentlich einfacheren Bau als die männlichen weisen die weiblichen Geschlechtsorgane auf. Die Ovarien sind paarig und vereinigen sich kurz vor dem Analpfropf zu dem unpaaren Eileiter. Unter dem Peritonealepithel liegt, wie es auch Stuhlmann (1887) für *Zoarces viviparus* angibt, eine stärkere Ringschicht glatter Muskeln, die nach der Ovarialhöhle mit einer endothelartigen Schicht bedeckt ist. In der Muscularis, die im Gegensatz zum Ovar von *Glaridichthys januarius* (Philippi 1909) nicht nur auf »eine dorsale, genitalzellfreie Wand des Ovarialkanals« beschränkt ist, liegen vereinzelt Bindegewebsfasern. Elastische Fasern sind nicht vorhanden. Die Muscularis der Ovarialwand geht unter allmählicher Verdickung in die mächtig entwickelte Ringmuskelschicht des Eileiters (Taf. 2, Abb. 8, *Rmu.*) über, welche diejenige des Darmes an Stärke bedeutend übertrifft. Auf der Innenseite liegt ihr eine schmale Längsmuskellage an (*Lmu.*), die von einzelnen schrägen Fasern durchzogen und stellenweise von der Ringmuskelschicht vollständig verdrängt wird. Da *Tripterygium nasus* ovipar ist, so ist es nicht möglich, mit Philippi (1909) die starke Entwicklung der Muskulatur mit der Viviparität und mit der zum Herausschaffen der Jungen nötigen Arbeitsleistung allein in Verbindung zu bringen, wie er es bei *Glaridichthys* glaubt annehmen zu können. Vielleicht spielt bei *Tripterygium* die Eigröße eine Rolle, was aber noch genauer durch Vergleich zahlreicher Arten festgestellt werden müßte.

Die Muskelschicht des Eileiters, in der nur lockere Bindegewebsfasern wahrzunehmen sind, wird von einer schmalen kompakten Lage straffer Bindegewebsfasern begrenzt, auf der nach innen zu eine mächtig

entwickelte Bindegewebsschicht folgt, in der sich vereinzelt Kapillaren vorfinden. Sie enthält neben lockeren zahlreiche elastische Fasern, die ein maschenartiges Gerüst bilden und sich um den Eileiter bis in die Urogenitalpapille fortsetzen. Das Eileiterlumen wird von einem stark gefalteten, einschichtigen, zylindrischen Epithel ausgekleidet, das keine sekretorische Tätigkeit zeigt.

Der Eileiter mündet dicht hinter dem Analfeld auf einer niedrigen Papille aus, deren Mündung stets von den Falten des Analfeldes bedeckt ist (Abb. 44b, *E.*). Die Harnleitermündung (*H.*) dagegen befindet sich auf einer zweiten, längeren Papille, welche mit ihrer Spitze fast die Basis des ersten Analflossenstrahles (A_1) erreicht. Sie liegt der ersteren dorsal auf und ist im basalen Teil eng mit ihr verwachsen. Einen Querschnitt durch diese Region zeigt Taf. 2, Abb. 9.

Auf der dorsalen Seite ist eine mehrschichtige Epidermis (*Ep.*) mit Eiweiß- und Schleimzellen vorhanden, in der keine Sinnesknospen auftreten und welche durch zahlreiche Coriumvorwölbungen stark gefaltet ist. Ventral liegt das einschichtige, leicht gefaltete Epithel des Enddarmes. Unter dem Corium der dorsalen Seite findet sich, nur den Harnleiter (*Ha.*) vollständig umschließend, der stark entwickelte Musculus bulbo-cavernosus (*Mu.*), der aus etwas schräg angeordneten, quergestreiften Muskeln besteht. Sie laufen in den Ecken, welche durch die Papillenepidermis und das Darmepithel gebildet werden, zwischen Bindegewebsfasern aus, die mit dem Bindegewebe des Corium in Verbindung stehen. In diesen Ecken endet auch die glatte Muskellage des Darmes (*Mud.*), die nicht stark entwickelt ist und von zahlreichen Bindegewebsfasern, vermischt mit einzelnen elastischen Fasern, durchzogen wird. Um den Harnleiter ist noch eine schmale Bindegewebszone aus lockeren und elastischen Fasern vorhanden, die von Kapillaren durchsetzt wird. Der stark gefaltete Eileiter (*Eil.*) liegt in der Zone zwischen der Muscularis des Harnleiters und derjenigen des Darmes in einer breiten Bindegewebsschicht, in der unregelmäßig netzartig angeordnet zahlreiche elastische Fasern nachweisbar sind. In dieser Region sind neben Kapillaren auch größere Blutgefäße und vereinzelt sogar kleine venöse Spalträume vorhanden. Ferner treten hier glatte, nicht zu einer Ringmuskellage angeordnete Muskelfasern auf.

Während der Eileiter dicht hinter den caudalen Falten des Afters auf einer flachen Vorwölbung mit einer epidermalen Einstülpung mündet, setzt sich der Harnleiter in einer kurzen Papille fort, an deren Spitze seine Mündung ebenfalls in Gestalt einer epidermalen Einsenkung liegt. Unter der Epidermis, die in dieser Region nur wenige Eiweißzellen ent-

enthält und in welche Coriumzotten eindringen, und im Corium liegt, durch eine schmale Zone lockeren Bindegewebes getrennt, die Fortsetzung des Musculus bulbo-cavernosus. Sie ist nur als schmaler Ring vorhanden, der kurz vor der Mündung des Harnleiters im Bindegewebe inseriert und von der Basalmembran des Harnleiterepithels durch eine Bindegewebsschicht getrennt wird, in welcher elastische Fasern, dagegen keine glatten Muskelfasern nachweisbar sind. Ebenso fehlen in der Harnleiterpapille größere Gefäße.

Wie alle von mir untersuchten *Blennius*-Arten der Adria ist auch *Tripterygium nasus* mit deutlich wahrnehmbaren sekundären Geschlechtsmerkmalen ausgezeichnet. Neben der bereits beschriebenen Urogenitalpapille ist die Körpergröße ein nicht jahreszyklischen Veränderungen unterworfener Geschlechtsunterschied. Die erwachsenen Männchen sind stets größer als die Weibchen. Wenn auch bei einer Darstellung von Variationskurven für die Körpergröße sich ein Überschneiden der Kurven beider Geschlechter ergibt, so liegen doch ihre Mittelwerte außerhalb des Bereiches des mittleren Fehlers. Da mir jedoch nicht ausreichendes Material zur Verfügung steht, um die genaue Variationsbreite festzustellen, so möchte ich nur bemerken, daß die Länge des größten von mir untersuchten Männchens 6,32 cm beträgt, diejenige des größten Weibchens 5,68 cm.

Bezüglich der zyklischen Geschlechtsmerkmale ist allgemein zu sagen, daß die männlichen Tiere sich durch ein Hochzeitskleid, welches besonders durch den roten Farbton gekennzeichnet ist, von den Weibchen unterscheiden. Eine kurze Darstellung der Färbungsunterschiede geben bereits Cuvier und Valenciennes (1836) — die Abb. 338 auf S. 504 stellt ein Männchen im Hochzeitskleid dar — und Canestrini (1862). Da letzterer nur einfarbige Abbildungen bringt, in denen zwar die Größenunterschiede gut zum Ausdruck kommen, und da seine Beschreibung teilweise von meinen Beobachtungen abweicht, so sollen die Unterschiede in der Färbung beider Geschlechter in Form einer Vergleichstabelle hier wiedergegeben werden.

♂	♀
Körperfarbe.	
Rötlich-braun, mit breiten, dunklen Schrägstreifen, die ventralwärts spitz zulaufen und sich in Flecken auflösen. Nach der Unterseite zu wird die Grundfarbe blasser und geht in die gelbliche Farbe der Bauchseite allmählich über. Kopf und Kehle, letztere bis zur Basis	Gelblich-braun, mit breiten, dunklen Schrägstreifen wie beim Männchen. Der Kopf ist etwas dunkler als der Rumpf und besitzt um die Mundöffnung einen und auf den Kiemendeckeln drei mehr oder minder ausgeprägte dunkle Streifen. Die Kehle

♂	♀
der Brustflossen, schwarz mit verstreuten blauvioletten Flecken. Diese sind ebenfalls auf dem Rumpf vorhanden.	und der untere Teil des Kiemendeckels sind zitronengelb und dunkelbraun gefleckt. Der Rumpf zeigt undeutliche violette Flecken.
Rückenflosse.	
Die ersten drei bis vier Flossenstrahlen des zweiten Strahlenfeldes sind fadenförmig verlängert und stets länger als die Höhe des Rumpfes unter ihnen. Sie sind rot gefarbt und blauviolett getüpfelt. Die Tüpfel sind in Schrägstreifen angeordnet. Rand der Flosse blauviolett bis schwarz. Basis der Strahlen schwarz.	Flossenstrahlen des zweiten Strahlenfeldes nicht verlängert; stets kleiner oder höchstens so hoch wie der Rumpf. Sie sind hell durchsichtig mit hellrotem, weiß eingesäumtem Rande am dritten Flossenfeld und mit schwarzbraunen, in Flecken aufgelösten Schrägstreifen.
Brustflossen.	
Das Muskelfeld ist schwarz und violett gefleckt. Die beiden ventralen Strahlen sind schwarz; die übrigen rot. Der rote Farbton geht dorsalwärts in rötlichviolett über. Ferner befinden sich auf dem Strahlenfeld violette, in Flekken aufgelöste Querstreifen.	Muskelfeld gelblich-braun mit schwarzen Flecken. Das Strahlenfeld ist im unteren Teil rötlich mit hellen Flecken, im dorsalen hell durchsichtig.
Bauchflossen.	
Schwarz mit schmaler roter Basis.	Hellgelb bis weiß.
Afterflossen.	
Mit weißem Rande und mit violetten, rot und schwarz umrandeten Flecken.	Hell durchsichtig, mit rotbraunen, in Schragstreifen angeordneten Flecken auf den Strahlen und mit rotem, weißgeflecktem Rande.
Schwanzflosse.	
Rot mit violetten, in Flecken aufgelösten Querstreifen.	Hellgelb mit rotem, weißgesäumtem Rande. An der Basis liegt ein dunkelbrauner Querstreifen.
Analfeld.	
Rot.	Gelblich.

In bezug auf die fadenartigen Verlängerungen der ersten Strahlen des zweiten Rückenflossenfeldes ist zu bemerken, daß sie nur bei einem unter fünf ein Hochzeitskleid besitzenden Männchen beobachtet wurden. Cuvier und Valenciennes bilden ebenfalls ein solches Männchen ab. Dagegen führt Canestrini diesen Unterschied nicht als sekundäres Geschlechtsmerkmal an. Sie fehlen auch dem von ihm abgebildeten Männchen im Hochzeitskleid. So bliebe die Frage offen, ob die fadenartigen Verlängerungen nur bei besonders großen, alten Männchen auf-

treten, oder ob sie nur während einer kurzen Periode der Brunstzeit vorhanden sind, um dann wieder rückgebildet zu werden. Auffallend ist ferner, daß die jungen und kleinen Männchen ein weniger intensives Farbkleid besitzen, also eine ähnliche Erscheinung, die schon HEINCKE (1880) bei einigen *Gobius*-Arten feststellen konnte. Die Augen- und Nasententakel bilden, äußerlich betrachtet, kein deutlich wahrnehmbares Geschlechtsmerkmal. Da sie auch bei beiden Geschlechtern gleichartig gebaut sind, so soll auf sie nicht näher eingegangen werden.

3. Cristiceps argentatus Risso.

Bei dieser Art besitzen die männlichen Geschlechtsorgane (Abb. 47) einen ähnlichen Bau wie diejenigen von *Tripterygium nasus*. Die beiden langgestreckten Hoden (*T.*), welche als dünne Kuppe dem Nebenhoden (*Nh.*) aufliegen, senden durch ihn zahlreiche Samenkanälchen, die im mittleren Teil des caudalen Abschnittes in den freien dünnen Samenleiter (*Vd.*) eintreten. Dieser vereinigt sich mit demjenigen des anderen Hodens zu einer blasenartigen Erweiterung, die im Anschluß an RAUTHER (1909) nach Untersuchungen bei *Clinus* als »Samenblase« (*Sbl.*) be-

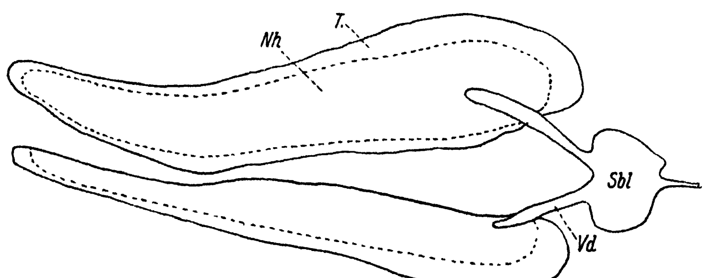


Abb. 47. Männliche Geschlechtsorgane von *Cristiceps argentatus*. *Nh.* Nebenhoden, *T.* Hoden, *Sbl.* Samenblase, *Vd.* Samenleiter.

zeichnet werden soll. Diese stellt nur eine blasenartige, zur Zeit der Brunst mit Spermatozoen gefüllte Erweiterung des unpaaren Samenleiterabschnittes dar, ist also wohl nicht der Samenblase der *Gobiiformes* homolog. Von ihr geht an der Basis des Analpfropfes der Samenleiter als enges Rohr weiter und mündet auf der Spitze der kegelförmigen Urogenitalpapille dicht neben dem Harnleiter. Die Urogenitalpapille des Männchens ist sehr klein und wird meistens von den Falten des Analfeldes so verdeckt, daß sie beim konservierten Tier mit bloßem Auge nicht sichtbar ist. Den weiblichen Tieren dagegen fehlt eine Urogenitalpapille. Bei ihnen mündet der unpaare Eileiter nach GUITEL (1893) direkt hinter dem After in einer flachen Grube nach außen.

Guitel (1893), der die männlichen Geschlechtsorgane dieses Tieres kurz beschrieben hat, konnte die samenblasenartige Erweiterung nicht beobachten. Er gibt nur an, daß die beiden Samenleiter sich zu einem großen gemeinsamen Kanal vereinigen. Wahrscheinlich hat Guitel, der sich nur auf eine makroskopische Präparation des Objektes stützte, den caudalen, dünnen Abschnitt übersehen, oder es bestände die Möglichkeit, daß die Samenblase vor und nach der Brunst derart rückgebildet ist, daß sie sich nicht mehr deutlich von dem unpaaren Endabschnitt des Samenleiters abhebt.

Im feineren Bau des Hodens, Nebenhodens und Samenleiters sind im Vergleich zu *Tripterygium* keine wesentlichen Unterschiede festzustellen. Die Samenblase ist mit einem flachen, einschichtigen Epithel ausgekleidet, an welchem nach Formolfixierung kein Cilienbesatz festzustellen ist, wie ihn Rauther (1909) bei *Clinus* beschreibt. Ferner ist in ihrer Wandung im Vergleich zu den vorderen und hinteren Samenleiterabschnitten keine besondere Muskulatur ausgebildet. Vielmehr besteht sie nur aus einer dünnen Ringschicht glatter Muskeln, zwischen denen unregelmäßig Bindegewebsfasern liegen. Nach der Leibeshöhle zu ist sie von Peritonealepithel umgeben. Ihr Lumen ist nicht wie bei *Clinus* durch vorwiegend vertikal gestellte Scheidewände in Kammern geteilt, sondern stellt einen großen, einheitlichen Hohlraum mit leicht gefaltetem Epithel dar. Nach dem freien Endabschnitt des Harnleiters zu wird das Epithel höher und geht allmählich in ein längsgefaltetes Zylinderepithel über. Die Falten werden nach der Mündung ebenso wie die Epithelzellen niedriger und schließlich durch das mehrschichtige ectodermale, ungefaltete Epithel ersetzt.

Die Urogenitalpapille ist noch einfacher gebaut als die von *Tripterygium*. Um den Samen- und den Harnleiter, welche durch eine schmale Bindegewebslage getrennt sind, liegt eine wenig entwickelte, gefäßreiche Bindegewebszone. Sie enthält nur wenige elastische Fasern und wird von einem schmalen Ring glatter Muskeln umgeben, welcher caudalwärts allmählich schmäler wird und sich schließlich kurz vor der Mündung der Ausführgänge im Bindegewebe verliert. Außerhalb dieses Ringmuskels befindet sich wieder eine etwas breitere Bindegewebszone, die denselben Bau wie die innere zeigt und durch eine schmale Lage straffen Bindegewebes von der Epidermis getrennt ist.

4. Blennius dalmatinus Stdr. u. Colomb.

Die Geschlechtsorgane von *Blennius dalmatinus* weisen den für die meisten von mir untersuchten *Blennius*-Arten der Adria charakteristischen Bau auf (Abb. 48). Dem länglich ovalen Hoden (*T.*) liegt ein

drüsenartiges Gebilde an, das, wie bei der Besprechung der Geschlechtsorgane von *Blennius pavo* ausgeführt werden soll, als Nebenhoden (*Nh.*) anzusehen ist. Doch ist dieses Gebilde, wie ich sogleich vorausschicken möchte, dem Nebenhoden der Selachier und Amnioten nicht homolog. Hoden und Nebenhoden liegen stets in einer gemeinsamen Hülle von Peritonealepithel. Die Gänge der Nebenhoden gehen alle am Hodenhilus ineinander über, so daß nur ein gemeinsamer Gang, das Vas deferens (*Vd.*), die Geschlechtsprodukte von dem Nebenhoden ableitet. Die beiden Vasa deferentia, die sackartig erweitert sind und von HYRTL (1850) als »Samenblasen« angesehen wurden, vereinigen sich bei *Bl. dalmatinus* kurz vor ihrer Mündung an der Spitze der Urogenitalpapille zu einem gemeinsamen Endabschnitt. In diesen münden caudalwärts die dorsal liegenden paarigen Blindschläuche (*Bld.*), die von HYRTL als »Appendices prostaticae« bezeichnet werden. Der gemeinsame Ausführgang der Geschlechtsorgane tritt meistens an der Spitze der Urogenitalpapille, kurz vor der Mündung des Harnleiters, in einer flachen ectodermalen Einsenkung nach außen. Mitunter jedoch vereinigen sich Samen- und Harnleiter zu einem kurzen Endabschnitt, der dann als Sinus urogenitalis zu bezeichnen ist.

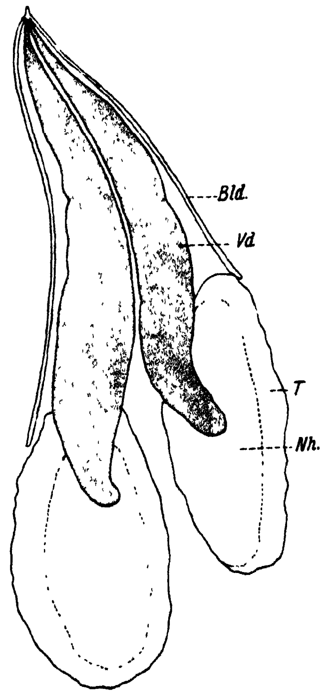


Abb. 48. Männliche Geschlechtsorgane von *Blennius dalmatinus*. *Bld.* Blindschläuche, *Nh.* Nebenhoden, *T.* Hoden, *Vd.* Samenleiter.

Der feinere Bau des Hodens und Nebenhodens soll bei der Besprechung der Geschlechtsorgane von *Bl. pavo* behandelt werden. Dagegen zeigen das Vas deferens und die Blindschläuche besondere Eigentümlichkeiten in ihrem Bau, auf die näher eingegangen werden soll. Da mir eine jahreszeitliche Untersuchung der Geschlechtsorgane wegen der Schwierigkeit der Materialbeschaffung nicht möglich war, so sei zunächst kurz der Entwicklungszustand der Hoden der bearbeiteten Tiere beschrieben.

Die Männchen stehen wohl kurz nach der Abgabe eines Teiles der Spermatozoen. In den Hodenkanälchen sind noch zahlreiche locker nebeneinander liegende Spermatozoen vorhanden, während Spermato-

zoencysten nicht mehr zu beobachten sind. Die Spermatozoen, die auch vereinzelt in den Gängen des Nebenhodens und des Vas deferens liegen, zeigen keine Degenerationserscheinungen. Die Wände der Samenkanälchen werden vollständig von großen Spermatogoniencysten eingenommen. Die Samenleiter sind noch teilweise mit Sekret gefüllt.

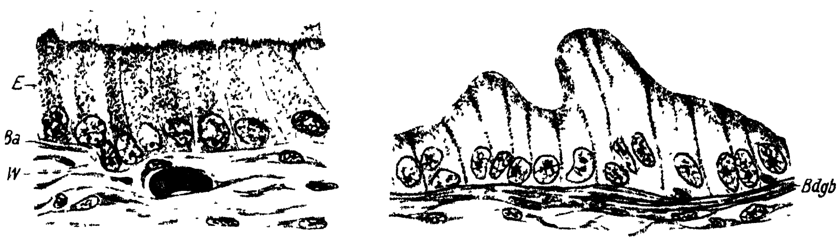
Am Samenleiter der *Blennius*-Arten können stets drei durch die Ausbildung des Epithels deutlich erkennbare Abschnitte unterschieden werden: Ein dem Nebenhoden anliegendes Zwischenstück, das bis 1 mm lang sein kann und ein niedriges Epithel besitzt. Auf dieses Zwischenstück folgt, nicht deutlich abgegrenzt, der eigentliche Samenleiterabschnitt mit hohem, stark sezernierendem Epithel. Der Endabschnitt, welcher ungefähr mit der Vereinigungsstelle der Samenleiter beginnt und den Sinus urogenitalis bzw. den unpaaren Endabschnitt des Samenleiters darstellt, weist wieder ein niedriges Epithel auf.

Das Zwischenstück ist bei *Bl. dalmatinus* ungefähr 600 μ lang und wird von einem flachen, einschichtigen Epithel ausgekleidet. Je nach dem Kontraktionszustand dieses Abschnittes sind die Zellen des Epithels 3—8 μ hoch und 5—8 μ breit. Die Kerne sind oval, selten rund. Sie enthalten stets einen größeren Nucleolus, um welchen kleinere Chromatinballen zu einem feinen chromatischen Netzwerk sich vorfinden. Die Kerne liegen im basalen Teil der Zelle, mitunter sogar dicht an der Basis, in einem feingekörnten Netzwerk. Die Zellen weisen auf der Seite des Ganglumens eine verdickte Zellwand auf, in der keine Schlußleisten zu erkennen sind. Sekret liegt nur den freien Wänden weniger Zellen an. Es ist eine feingekörnte Masse, die sich nicht mit Mucikarmin färbt. In einzelnen Zellen sind feine Körner vorhanden, die sich schwach mit Eisenhämatoxylin färben und bei Färbung mit Azan einen bräunlichen Ton annehmen; sie stellen wohl das Prosekret dar.

Ferner sind im Epithel des Zwischenstückes keine Basalzellen vorhanden. Es geht allmählich in das Epithel des Samenleiterabschnittes über, indem sich die Zellen beider Abschnitte ineinanderschieben, so daß eine feste Grenze nicht gezogen werden kann.

Das Epithel des eigentlichen Samenleiterabschnittes (Abb. 49a, *E.*) ist einschichtig. Denn die Basalzellen treten so spärlich auf, daß man von einem zweireihigen Epithel nicht sprechen kann. Es besteht aus hohen, fast rechteckigen Zellen (15—20 μ hoch und 5—6 μ breit), die mit ihrer schmalen Seite der Basalmembran aufsitzen. Die Kerne liegen in dem basalen Teile, meistens in der Nähe der Basalmembran. Sie sind rund oder schwach oval, mitunter sogar an einer Seite etwas abgeplattet. Doch treten zu diesem Zeitpunkt nie gelappte Kerne auf. Die Zellen

weisen, abgesehen von ihrer Größe, denselben Bau wie diejenigen des Zwischenstückes auf. Das Plasma besitzt eine breite, in der Mitte gelegene Zone, die mit kleinen oft in kurzen Reihen liegenden Prosekretkörnern angereichert ist. So entsteht ein peripherer, an den Längswänden liegender, schmaler Mantel von homogenem Plasma, in dem nur vereinzelte Prosekretkörner festzustellen sind, und welcher mitunter sogar frei von ihnen ist. Das Prosekret, das die oben angeführten Farbreaktionen gibt, bildet an der Wand nach dem Lumen zu eine sich mit Eisenhämatoxylin dunkler färbende Schicht, in welcher bereits einige Körnchen infolge Umbildung zum eigentlichen Sekret miteinander verschmelzen. Das Sekret ragt unter Vorwölbung und Zerreißen der Zellwand kuppelförmig in das Lumen hinein und enthält kleine, in Reihen angeordnete Körner. Diese Kuppen lösen sich schließlich ab und treten als



a b

Abb. 49 Querschnitt durch die Wandung des Samenleiters von *B dalmatinus*. Kik, 23. V. 1929. Susa. Azan Vergr. Zeiss Obj. Ölimm. 2 mm, Komp Oc. 10×, Tblg 152. Auf 4/5 verkl a) Eigentlicher Samenleiter b) Endabschnitt des Samenleiters. *Ba.* Basalmembran, *Bdgb.* Bindegewebe, *E.* Epithel, *W.* Wandung des Samenleiters.

Sekretkugeln in das Lumen, in dem sie zerfallen und so eine gerüstartige Sekretmasse bilden, in welcher die Spermatozoen liegen.

Das Epithel sitzt der Basalmembran (*Ba.*) auf, an die vereinzelt Kapillaren herantreten. Die Wand (*W.*) des Samenleiters stellt eine breite Bindegewebsschicht dar, in welcher zahlreiche glatte Muskelfasern liegen, die nicht zu einem geschlossenen Muskelring zusammengelagert sind.

Der Endabschnitt des Samenleiters (Abb. 49b) liegt im Analpfropf; er ist sowohl durch den Bau der Epithelzellen als auch durch die Bildung epithelialer Längs- und Schrägfalten charakterisiert. Er wird von einem schmalen Ring dicht gelagerter Bindegewebsfasern (*Bdgb.*) umgeben, in welchen nach Azanfärbung vereinzelt glatte Muskelfasern zu erkennen sind. Das einschichtige Epithel (*E.*) setzt sich aus rechteckigen, 8–25 μ hohen und 4–8 μ breiten Zellen zusammen, welche einen großen, mitunter leicht eingedellten, basal gelegenen Kern

enthalten. Das Plasma besitzt zahlreiche in Strängen angeordnete Prosekretkörner, die sich im peripheren Teil, besonders an der freien Wand der Zelle dicht zusammenlagern und teilweise zu einer sekretartigen Masse zusammenfließen. Doch ist in diesem Abschnitt der Austritt von Sekret aus den Epithelzellen nicht zu beobachten. Die Faltenbildung kommt einmal dadurch zustande, daß sich die Basalmembran mit dem Epithel in das Lumen vorschiebt. Dabei strecken sich die Epithelzellen in geringem Umfange in die Länge und nehmen eine keilförmige Gestalt an. Andererseits wachsen die einzelnen Zellen in die Länge, vielleicht nur auf einem bestimmten Stadium der Sekretbildung, und bilden so ohne Beteiligung der Basalmembran wellenartige Falten. In ihnen befinden sich im Bereich des Endabschnittes nur einzelne Basalzellen.

An der Mündung geht dieses einschichtige Epithel in die mehrschichtige Epidermis über, ohne daß sich eine feste Grenze ziehen läßt. Sie weist denselben Bau wie diejenige der Haut auf; nur fehlen in ihr die Schleimzellen.

Die Blindschläuche gleichen vollständig denen von *Bl. adriaticus*, so daß sie erst bei Besprechung der Geschlechtsorgane dieser Art näher beschrieben werden sollen. Auch auf den Bau des Ovars soll nicht näher eingegangen werden, da dasselbe bei dieser wie bei allen anderen noch zu behandelnden *Blennius*-Arten ebenso gebaut ist wie das von *Tripterygium nasus*.

Beide Geschlechter sind äußerlich durch das Vorhandensein von auffallenden sekundären Geschlechtsmerkmalen zu erkennen. Die männliche Urogenitalpapille ist von stumpf-kegelförmiger Gestalt und in dorsoventraler Richtung abgeplattet. Sie beginnt dicht hinter dem Analfeld und nimmt etwa die Hälfte des Raumes zwischen ihm und dem ersten Analflossenstachel ein, welcher von gedrungener Gestalt ist und ebenso wie der zweite keine Hautverdickung aufweist. Dagegen besitzen die biegsamen Strahlen der Rückenflosse keulenartige Verdikkungen, die aus dicht nebeneinander gelagerten Drüsenzellen bestehen. Auf sie soll erst näher bei der Besprechung ähnlicher Gebilde bei *Bl. pavo* eingegangen werden. Diese Drüsenpakete sind nur beim Männchen im Hochzeitskleid und bei einer Länge von 3,1—4,3 cm vorhanden. Bei männlichen Tieren von 2,3—2,6 cm Länge ohne Hochzeitsfärbung fehlen sie vollständig. Auch von ihrer Anlage ist bei diesen Tieren noch nichts wahrzunehmen. Die Hoden dieser Männchen enthalten hauptsächlich Spermatogonien- und Spermatocytencysten und in einzelnen Hodenkanälchen kleine Haufen reifer Spermatozoen. Die Vasa deferentia dagegen sind bereits wie bei den geschlechtsreifen Männchen

entwickelt. In ihrem Lumen finden sich große Sekretmassen, in welchen keine Spermatozoen eingebettet sind. Die Urogenitalpapille ist bei Tieren von 2,55 cm Länge vollständig ausdifferenziert. Nur ist sie im Verhältnis zu derjenigen der geschlechtsreifen Männchen noch ziemlich klein. Bei einem Individuum von 2,3 cm Länge ist ihre vordere Hälfte noch durch eine breite, bereits in Auflösung begriffene epidermale Schicht des Analfeldes mit der Bauchseite verbunden.

Das Männchen besitzt ferner eine ausgeprägte Hochzeitsfärbung, die besonders durch die rötliche Grundfarbe ausgezeichnet ist. Sie findet sich am stärksten an der Kehle und der vorderen Körperhälfte vor. Die Rückenflosse besitzt in der Mitte auf hell olivgrünem Grunde ein breites, rötliches Längsband. Die Bauchflossen sind rötlich, mit gelber Basis. Die ventralen Strahlen der Brustflossen sind ebenfalls rötlich, die dorsalen dagegen hell olivgrün.

5. Blennius gattorugine Bloch.

In bezug auf den feineren Bau der blindschlauchartigen Anhänge schließt sich diese Art *Bl. dalmatinus* an. Doch sind bei ihr im Vergleich zu dieser Art auffallende Unterschiede im Bau des Samenleiters und der Urogenitalpapille vorhanden.

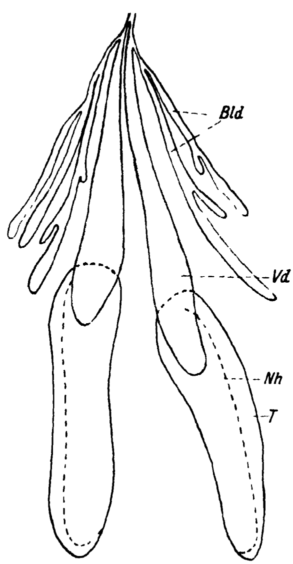


Abb. 50. Mannliche Geschlechtsorgane von *B. gattorugine*. Vergr. 3,8 ×. Wie Abb. 48.

Von der inneren Seite des Nebenhodens (Abb. 50, *Nh.*), dem der Hoden (*T.*) als schmale Kappe aufliegt, gehen die blasenartigen Samenleiter (*Vd.*) aus, die sich im Analpfropf mit dem Harnleiter vereinigen, so daß ein gemeinsamer Sinus urogenitalis gebildet wird. Dieser ist ungefähr 400 bis 500 μ lang und ectodermaler Herkunft. Er mündet mit einem caudalwarts sich verbreiternden Spalt auf der Urogenitalpapille in einer flachen, taschenartigen Einbuchtung. Würde man den ectodermalen Teil aufschneiden, wie Hyrtl (1850) es getan hat, so würde man die von ihm gebrachte Abbildung erhalten. Nur würden, nach meinen Präparaten zu urteilen, die Öffnungen der Samenleiter dicht an den Harnleiter zu liegen kommen. Dagegen stimmen meine Feststellungen über die Lage der Mündung des Urogenitalsystems nicht mit den Angaben Guitels (1893)

überein. Niemals habe ich sie in der Tiefe der Querfalte gefunden, wie GUITEL es angibt, sondern stets das oben beschriebene Bild erhalten. Da GUITEL wahrscheinlich keine Verwechslung mit einer anderen Art unterlaufen ist — die Abbildungen der äußeren Genitalgegend zeigen dies ganz deutlich —, so glaube ich, daß er die richtigen Verhältnisse nicht erkannt hat, da er seine Objekte nur makroskopisch untersuchte.

Kurz vor der Vereinigung der Samenleiter mit dem Harnleiter münden jederseits in erstere die Blindschläuche (*Bld.*). Sie sind, wie es bereits HYRTL angibt, mit mehreren einfachen, mitunter sogar leicht verästelten Divertikeln versehen. Doch verschwinden diese nach längerer Aufbewahrung in Alkohol nicht vollständig, wie es DISSELHORST (1904) behauptet; vielmehr sind sie in Übereinstimmung mit den Angaben HYRTLs bei konserviertem Material nur schwerer frei zu präparieren als bei frischen Tieren.

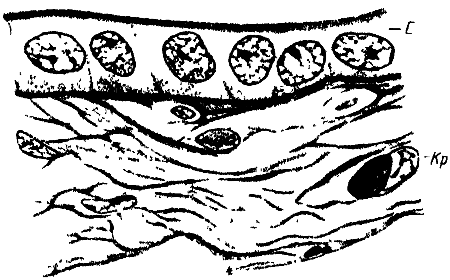


Abb 51 Querschnitt durch die Wandung des eigentlichen Samenleiterabschnittes von *B. gattoruqine.* Neapel, 27. VI. 1930 Susa, Eisenhamatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj Ölimm. 2 mm, Komp Oc. 15, , Tblg. 152. Auf 1/5 verkl. *E* Epithel, *Kp.* Kapillare.

Der feinere Bau der Keimdrusen und des Nebenhodens stimmt mit demjenigen bei *Bl. dalmatinus* vollkommen überein. Dagegen ist der Samenleiter mit einem niedrigen, fast kubischen Epithel ausgekleidet, das im Zwischenstück sehr flach ist, sonst aber in bezug auf den eigentlichen Samenleiterabschnitt keine Besonderheiten besitzt.

Das Epithel des eigentlichen Samenleiterabschnittes (Abb. 51, *E.*) ist zur Zeit der Brunst — nur solche Tiere konnten untersucht werden, die einen Teil der Spermatozoen bereits in den Samenleiter entleert hatten — 8–10 μ hoch und 5–8 μ breit. Die im Verhältnis zur Zelle großen Kerne liegen meistens zentral oder sind mitunter etwas nach der Basis oder der Peripherie verschoben. Sie sind länglich oval, ganzrandig oder leicht gelappt und besitzen meistens einen großen Nucleolus, von welchem sich kleinere, unregelmäßig über das Chromatinnetz verstreute Brocken abgeschnürt haben. Der Kern liegt in einer feingekörnten Plasmamasse, in der Fett nicht einwandfrei nachgewiesen wer-

den konnte. An der Basis der Zelle sind die Prosekretkörner zu einem dichten Haufen zusammengelagert, ebenso an der Peripherie, an welcher sie bereits teilweise verschmolzen sind. So heben sich diese beiden Zonen sehr deutlich von dem übrigen Plasmabezirk ab, in welchem mitunter die Zellgrenzen nicht genau zu verfolgen sind. Ein Austritt von Sekret konnte nicht beobachtet werden; doch ist dieser sehr wahrscheinlich, da im Samenleiterlumen zusammen mit den Spermatozoen leicht ausgeflockte Sekretmassen liegen.

Dieses Epithel ist im gesamten Verlauf des Samenleiters bis zu seiner Mündung in den Harnleiter zu beobachten, wo es durch ein mehrschichtiges ectodermales Epithel ersetzt wird. Durch die Faltenbildung im caudalen Teil des Samenleiters werden die Zellen stellenweise zusammengedrückt, so daß sie, besonders auf den Gipfeln der Falten, eine keilförmige Gestalt annehmen.

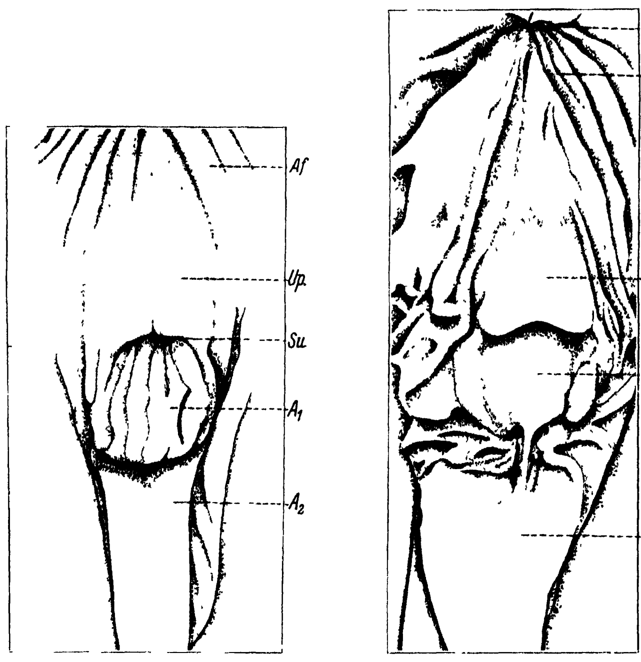
Die Wandung des Samenleiters besteht aus einer breiten Schicht glatter Muskelfasern, die ohne besondere Schichtung in Ring- und Schrägzugen nebeneinander liegen. Sie werden von zahlreichen lockeren Bindegewebsfasern vollständig durchsetzt. Unter dem Peritonealepithel sind sie zu einer schmalen, kompakten Zone zusammengelagert, die aber stellenweise wieder durch die Muskulatur fast ganz verdrängt werden kann. Diese Wandung wird noch von kleinen Gefäßen und Kapillaren (*Kp.*) durchzogen. Der Verlauf der Nerven konnte an meinen Präparaten nicht näher verfolgt werden.

Die Blindschläuche besitzen ein dem Samenleiter ähnliches Epithel. Die Zellen sind kubisch, mitunter prismatisch; sie sind 7—9 μ hoch und 6—8 μ breit. Ihr Kern ist aber chromatinärmer. Doch ist stets ein großer zentral oder mehr peripher gelegener Nucleolus vorhanden. Das Plasma ist stark und gleichmäßig granuliert. Es enthält zahlreiche kleine Vakuolen, die wahrscheinlich durch Herauslösen von Lipoiden und Fetten entstanden sind. Die genaue Verteilung der Fettropfen konnte jedoch nicht naher festgestellt werden, da mir mit Flemming konserviertes Material nicht zur Verfügung stand. Auch der Austritt von Sekret ist nicht zu erkennen. Die Wandung, welche das Zwei- bis Dreifache der Dicke des Epithels besitzt, enthält zwischen lockerem Bindegewebe zahlreiche glatte Muskelfasern. Auffallend ist ferner, daß vereinzelt Kapillaren an die Basalmembran herantreten und diese leicht in das Epithel vorwölben. Doch erreichen diese Vorwölbungen niemals das Lumen der Blindschläuche.

Die weiblichen Geschlechtsorgane sind nach dem bereits bei *Tripterygium* eingehend beschriebenen Typus gebaut. Dagegen weichen

die Urogenitalpapillen beider Geschlechter in ihrer Gestalt von derjenigen der letzteren Art beträchtlich ab, so daß sie, obwohl bereits Guitel (1893) sie beschreibt, hier näher besprochen werden sollen.

Die männliche Urogenitalpapille (Abb. 52a, *Up.*) ist ein länglich-halbellipsoides Gebilde, das sich dicht hinter den Falten des Analfeldes (*Af.*) erhebt und caudalwärts mit seinen Rändern wieder allmählich in die Rumpfhaut übergeht. Am hinteren Rande ist sie am



a b

Abb. 52. Männliches (a) und weibliches (b) Analfeld von *B. gattorugine*. Neapel. Vergr. Leitz Obj. 1, Oc. 1, Tubus nicht ausgezogen. Auf 2/3 verkl. *A* After, *Af* Falten des Analfeldes, A_1 erster Flossenstachel, A_2 zweiter Analflossenstachel, *Su.* Mündung des Sinus urogenitalis, *Up.* Urogenitalpapille.

Grunde einer leichten, taschenartigen Einstülpung, der Fortsetzung des Sinus urogenitalis, cranialwärts leicht eingebogen und trägt hier die spaltförmige, sich in diese Einstülpung erweiternde Mündung des Harn-Samenleiters (*Su.*). Vom Grunde der Hauttasche erstreckt sich nach hinten eine flache, stark gefaltete und verbreiterte Papille (A_1), die vollständig den ersten Analflossenstachel einhüllt. Sie ist nicht mit den drüsenartigen Anhängen bei *Bl. pavo* u. a. zu vergleichen, da sie von der gewöhnlichen Epidermis bekleidet wird, in welcher nur Schleim- und Eiweißzellen liegen. Drüsenzellen, wie sie in den faltenartigen

Anhängen anderer *Blennius*-Arten vorkommen, fehlen. Dafür treten vereinzelt Sinnesknospen auf. Da diese aber nicht häufiger als in der Rumpfepidermis sind, so ist ihnen wohl eine besondere Funktion bei der Befruchtung nicht zuzuschreiben. Diese Papille bedeckt den basalen Teil des zweiten, stark verlangerten Analflossenstachels (A_2), der eine schwach verdickte Haut aufweist. Den beiden von mir untersuchten männlichen Tieren fehlen also die faltenartigen Komplexe, welche nach GUITEL auf der Urogenitalpapille selbst, wie auch auf der mittleren Region des zweiten Analflossenstachels liegen und von denen die letztere wahrscheinlich denselben Bau und dieselbe Funktion besitzt, wie die drüsenartigen Anhänge bei *Bl. pavo*. Ebenso ist bei diesen Tieren die faltenartige, den ersten Analflossenstachel bedeckende Papille nur sehr schwach ausgebildet. FACCIOLÀ (1883) dagegen beschreibt nur die beiden faltenartigen Komplexe des ersten und zweiten Analflossenstachels; auf der Urogenitalpapille selbst hat er sie nicht beobachtet. Es scheint demnach, daß die Ausbildung der Papillen bei Tieren verschiedener Gegenden abweichend voneinander, vielleicht sogar rassenmäßig bedingt ist. Ebenso könnte auch noch das Alter der untersuchten Tiere eine Rolle spielen, was an einem größeren Material festgestellt werden müßte.

Einer ebensogroßen Variabilität scheint auch die Ausbildung der weiblichen Urogenitalgegend (Abb. 52b) unterworfen zu sein, worauf bereits GUITEL hinweist. Zwar ist die Urogenitalpapille bei allen aus Neapel stammenden Tieren in derselben Weise gebaut; doch weichen sie beträchtlich von den VON GUITEL gegebenen Abb. 22 und 23 ab.

Aus dem stark gefalteten Analfeld (*Af.*) erhebt sich bei konservierten Tieren eine flache, nach hinten sich verbreiternde Papille (*Up*), die am caudalen Rande leicht eingebuchtet ist und deren seitliche Ränder abgerundet sind. Auf der inneren Seite dieser Papille liegt die spaltförmige, mit ectodermalem Epithel ausgekleidete Mündung des Eileiters. Die Urogenitalpapille bedeckt die Basis des ersten Analflossenstachels (A_1), der papillenartig von einer dicken Haut umhüllt wird. Um ihn liegen zahlreiche, mitunter recht tiefe Hautfalten, die wohl durch die Fixierung entstanden anzusehen sind und die Basis des zweiten Stachels (A_2) bedecken. Dieser ist kürzer und gedrungener als die biegsamen Strahlen; seine Spitze ist stumpfer, so daß er sich deutlich von ihnen abhebt.

Dagegen beschreibt GUITEL, ähnlich wie FACCIOLÀ, die Urogenitalpapille als kleines ellipsoides oder halbellipsoides Gebilde, das sich plötzlich aus der Körperhaut hervorhebt und der Basis des ersten Analflossenstachels anliegt.

Die männliche wie auch die weibliche Urogenitalpapille stellen einfache Verdickungen des Bindegewebes dar, in der eine besondere Muskulatur nicht ausgebildet ist, wenn man von dem dünnen Ringmuskel um den Bindegewebsring des Samen- bzw. Eileiters absieht. Ebenso ist die sie bedeckende Haut nicht besonders differenziert.

6. Blennius adriaticus Stdr. u. Colomb.

Der äußere Bau der männlichen Geschlechtsorgane von *Bl. adriaticus* ist derselbe wie bei *Bl. dalmatinus*. Dagegen ist das Samenleiterepithel stärker spezialisiert und zeigt eine besondere Sekretionserscheinung, wie sie meines Wissens nur aus dem Nebenhodengang der Blindschleiche (Alverdes 1928) bekannt ist.

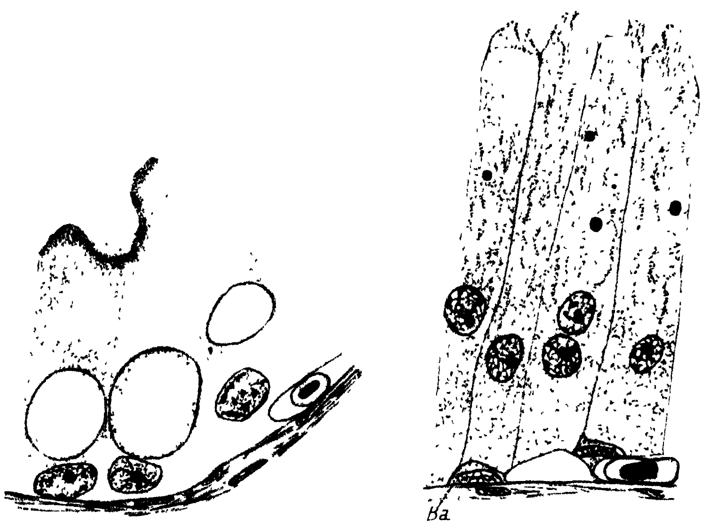
Die untersuchten Tiere stehen noch in der Brunst, meistens aber wohl schon nach der ersten Spermaabgabe. Denn in den Nebenhodengängen und im Samenleiter sind noch zahlreiche normale Spermatozoen vorhanden.

Der Samenleiter ist in seiner gesamten Ausdehnung von einer schmalen, unter dem Peritonealepithel liegenden glatten Ringmuskelschicht umgeben, welche stark von Bindegewebe durchsetzt ist. Dieser Schicht liegt nach innen die Basalmembran an, die stellenweise durch Kapillaren leicht vorgewölbt wird.

Das Epithel des Zwischenstückes (Abb. 53a) setzt sich aus 28–30 μ hohen und in der Mitte 8–10 μ breiten trapezartigen Zellen zusammen, die mit der breiten Seite der Basalmembran aufsitzen. Die Kerne, von rundlicher bis ovaler Gestalt, liegen an der Basis und enthalten einen größeren Nucleolus, der häufig in kleinere Stücke zerfallen sein kann. Das homogene Plasma besitzt feine, in kurzen Schnüren oder ringartig angeordnete Sekretkörner. Ferner ist in dem basalen Teil der Zelle stets ein großes vakuolenartiges Gebilde vorhanden, in welchem ein grobes Maschenwerk kleiner Körner wahrzunehmen ist, die besonders dicht an der Peripherie angehäuft sind. Der Inhalt dieser Gebilde ist wohl eine eiweißartige Flüssigkeit, die in keiner Beziehung zu Mucin steht. Wahrscheinlich sind in ihnen auch Fett- und Lipoidtropfen enthalten, worauf die kleinen, leeren Vakuolen hinweisen. Nach Färbung mit Azan bleiben sie farblos. Nur der Rand der Vakuole färbt sich blau, was aber wohl mehr eine Fällungserscheinung des Anilinblau-Orange-Essigsäuregemisches an der Grenze verschiedener Kolloide darstellt. Das Sekret dieser Vakuolen erscheint zuerst im Plasma, in welchem kleine helle Tropfen auftreten, die von einem dichten Ring von Prosekretkörnern umgeben sind. Diese kleinen Vakuolen verschmelzen mit-

einander oder wandern zu der schon vorhandenen größeren, um mit dieser zusammenzufließen, wobei das Sekret eine andere Konsistenz annimmt. Dieser Sekretbildungsvorgang ist bei Beginn der Brunst fast beendet. Zu dieser Zeit wandert das große vakuolenartige Gebilde an die Peripherie der Zelle und entleert seinen Inhalt unter Zerreißen der Zellmembran in das Lumen des Zwischenstückes.

Auf dieses Zwischenstück, das etwa 400–500 μ lang ist, folgt der eigentliche Samenleiterabschnitt. Seine Epithelzellen (Abb. 53b) sind 40–50 μ hoch und nur 4–7 μ breit. Die Kerne liegen stets im basalen



b

Abb. 53. Querschnitt durch die Wandung des Samenleiters von *B. adriaticus*. Krk, 22. V. 1929. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 ×, Tblg. 152. Auf 1/5 verkl. a) Wand des Zwischenstückes. b) Wand des eigentlichen Samenleiters, *Ba.* Basalzellen.

Teil und besitzen einen mittleren Durchmesser von höchstens 5 μ. Sie enthalten in einem feinen, mitunter durch gröbere Brocken verstärkten Chromatinnetz einen größeren Nucleolus, der zuweilen an die Peripherie des Kernes gerückt ist. Häufig finden sich in einer Zelle zwei dicht nebeneinander liegende Kerne, die durch amitotische Teilung entstanden sind. Doch erfolgt niemals eine Zellteilung; vielmehr scheint einer dieser Kerne zugrunde zu gehen, wofür mitunter das Vorhandensein von einem pyknotischen neben einem normalen Kern in einer keine erkennbaren Veränderungen aufweisenden Zelle spricht.

Diese Erscheinung der Zweikernigkeit, durch direkte Kernteilung bedingt, ist nur in dem Samenleiterepithel dieser Art zu beobachten.

Sie stellt wohl denselben Vorgang dar, wie er von Alverdes (1926 und 1928) im Nebenhodengang von *Lacerta viridis* und der Blindschleiche ausführlich beschrieben worden ist.

Im Plasma der Epithelzellen sind stets zwei Zonen zu unterscheiden, an deren Grenze der Kern liegt. In der basalen Zone sind in einer homogenen Grundsubstanz feine, sich schwach mit Hämatoxylin nach Delafield und Eisenhämatoxylin färbende Körner vorhanden, die zu einem dichten Maschenwerk zusammengelagert sind. In der oberhalb des Kernes gelegenen Region sind dagegen die Körner in Reihen angeordnet, zwischen welchen sich die großen Prosekretkugeln befinden. Diese liegen frei im Plasma, weisen also im Gegensatz zu den Prosekretkörnern im Epithel des Nebenhodenganges von *Lacerta* keinen freien Raum um sich auf. Sie färben sich intensiv mit Eisenhamatoxylin und werden bei Azanfärbung hell- bis dunkelrot. Sie entstehen als feine Körner im Plasma, die sich durch Zusammenfließen vergrößern und schließlich unter Zerreißen der Zellmembran in das Samenleiterlumen ausgestoßen werden. In diesem vermischen sie sich mit dem aus Spermatozoen und dem Sekret des Nebenhodens bestehenden Inhalt und werden bei der Befruchtung der Eier ausgestoßen.

An der Basis der Samenleiterepithelzellen liegen direkt auf der Basalmembran die Basalzellen (*Baz.*). Sie sind kleine, dreieckige Zellen, deren Ecken leicht abgerundet sind und die einen großen, langgestreckten Kern besitzen. Der Kern enthält ein gröberes Chromatinnetz und keinen kompakten Nucleolus. Das Plasma ist feingekörnt; vakuolenartige Bildungen, die auf herausgelöste Fett- und Lipoidtropfen schließen lassen könnten, sind nicht zu erkennen. Ebenso habe ich sie an Material, das mit Flemmingscher Flüssigkeit konserviert war, nicht feststellen können. Durch das Vorhandensein dieser Basalzellen, die im Samenleiterepithel der *Blennius*-Arten nie wie bei *Lacerta agilis* (Alverdes 1926) in Haufen angeordnet sind, erhält das Epitehl stellenweise einen zweireihigen Charakter. Doch kann niemals von einem zweischichtigen Epithel gesprochen werden, da sowohl die Basalzellen als auch die eigentlichen Epithelzellen der Basalmembran direkt aufsitzen.

Über die Bedeutung dieser Basalzellen ist noch wenig bekannt. Nur im Nebenhodengang der Säuger und der Sauropsiden sind sie ausführlicher untersucht worden. Nach Untersuchungen von Pfeiffer (1928) beim Menschen differenzieren sie sich aus dem Epithel des Wolffschen Ganges, sind also den eigentlichen Epithelzellen der Nebenhoden homolog. Im Nebenhoden des Stieres (Redenz 1929), des Menschen und von *Lacerta agilis* (Alverdes 1926), bei letzteren besonders während der

Brunst, sind sie mit osmierbaren Körnchen gefüllt, die nach ALVERDES in die Zylinderzellen wandern können. HEIDENHAIN und WERNER (1924) beschreiben in den Basalzellen des menschlichen Nebenhodens die Bildung eines geformten Sekretmaterials, wobei die Zellen sich auch von der Basalmembran zum Teil etwas abheben. Doch konnten sie nicht das geringste Anzeichen dafür finden, daß sich diese Zellen tatsächlich an der Sekretion beteiligen. Deshalb halten sie diesen Vorgang für »physiologisch zwecklos« und zu keinem Resultate führend. REICHEL (1921) dagegen beobachtete im Nebenhoden des Maulwurfs, der im Januar fixiert wurde, einwandfrei mitotische Vermehrung der Basalzellen. Doch konnte er nicht feststellen, wieweit dieser Vorgang regelmäßig vor sich geht, oder ob es sich überhaupt um einen vollkommen normalen Befund handelt. Jedenfalls ist aber mit diesen Befunden die von HAMMAR (1897) und REGAUD (1901) (zitiert nach REICHEL) vertretene Ansicht, daß die Basalzellen nichts anderes als die auf mitotischem Wege abgetrennten Basen der Zylinderzellen seien, stark erschüttert worden.

Auch bei den Blenniiden habe ich ihre Funktion nicht feststellen können, da das Material aus einer für derartige Untersuchungen ungünstigen Zeit stammte. Die Bildung von Sekret, ähnlich wie bei den Saugern und Reptilien, ist nicht zu erkennen; desgleichen eine Vermehrung der Zellen. Trotzdem möchte ich mit REICHEL (1921) annehmen, daß die Basalzellen hauptsächlich als Ersatz für die zugrunde gegangenen Epithelzellen dienen, welche Ansicht aber noch durch weitere Untersuchungen bewiesen werden müßte.

Der Endabschnitt des Samenleiters, in den die beiden Blindschläuche münden, besitzt denselben Bau wie bei *Bl. dalmatinus*.

Die Blindschläuche stellen ebenso wie bei *Bl. dalmatinus* zwei schmale, langgestreckte Gebilde dar, die mit ihrem cranialen Ende sich bis zum caudalen Hodenabschnitt erstrecken. Sie liegen stets dorsal zwischen Samenleiter und Peritoneum der Leibeshöhle und sind zur übersichtlicheren Darstellung in der Abb. 48 seitlich herausgelegt worden. Sie sind 0,1—0,2 mm dick und zeigen keine Faltenbildungen. Unter dem Peritonealepithel (Taf. 3, Abb. 10) liegt zunächst eine schmale Schicht lockeren und straffen Bindegewebes, in welcher sich einzelne glatte Muskelzellen vorfinden. Doch sind diese im Gegensatz zu dem Samenleiter nicht zu einer einheitlichen Ringmuskelschicht zusammengelagert. Unter der Basalmembran treten einzelne Kapillaren auf, die sich in das Epithel vorwölben, jedoch nie wie im Samenleiter von *Tripterygium* fast an das Lumen herantreten. Das Epithel ist einschichtig

und besitzt keine Basalzellen. Die Epithelzellen sind rechteckig, mitunter kubisch und sitzen, im ersteren Fall mit der schmalen Seite, der Basalmembran auf. Die Kerne sind rundlich oder gestreckt oval, mitunter etwas eingedellt. Sie liegen in einem feingekörnten Plasma, sowohl basal als auch in der Mitte oder peripher und enthalten einen kleinen Nucleolus, der mitunter vollständig zerfallen sein kann. In diesem Falle liegen die Brocken meistens dem feinen Chromatingerüst auf und erzeugen so das Bild eines groben Netzwerkes. Eine Sekretbildung habe ich in den Zellen nicht beobachten können, wie auch bei sämtlichen untersuchten Männchen Sekret im Lumen der Blindschläuche nicht nachgewiesen werden konnte.

Über die Funktion ist nach diesen rein morphologischen Befunden nichts Genaueres auszusagen. Es scheint vielmehr, als ob diese blindschlauchartigen Anhänge bei diesen Tieren keine Bedeutung besitzen und erst bei den weiter differenzierten Arten durch Bildung eines Sekretes in Funktion treten, das sich in dem Endabschnitt mit dem Inhalt des Samenleiters vermischt.

Da das Ovar und der Eileiter keine Besonderheiten in ihrem Bau besitzen, so sollen sofort die sekundären Geschlechtsmerkmale behandelt werden.

Die Urogenitalpapille des Männchens ist gestreckt kegelförmig und besitzt eine stumpfe Spitze. Sie liegt in dem freien Feld zwischen dem After und dem ersten Analflossenstachel und ragt nur wenig aus der Bauchdecke hervor. Die Mündung des Sinus urogenitalis befindet sich an der Spitze als feine Öffnung, die erst bei stärkerer Vergrößerung zu erkennen ist, da sie von kurzen fransenartigen Gebilden verdeckt wird. Die Urogenitalpapille ist von einer Epidermis umgeben, die etwas niedriger als diejenige des Rumpfes ist und keine Schleim- und Eiweißzellen enthält. Diese treten erst im basalen Teil, in der Übergangszone zur Bauchhaut auf. Ebenso fehlen im Bereich der Urogenitalpapille Sinnesknospen. Unter dem Epithel befindet sich eine schmale Coriumschicht, auf der eine verhältnismäßig stark entwickelte Lage lockeren Bindegewebes mit einzelnen elastischen Fasern vermischt, folgt. In dieser Bindegewebsschicht liegen verstreut Chromatophoren. Sie wird von Kapillaren durchzogen, an deren Stelle in der Basis der Papille kleine Gefäße treten. Venöse Hohlräume, welche durch Aufnahme größerer Blutmengen eine Erektion der Papille bedingen könnten, fehlen gänzlich. Nach innen zu folgt eine schmale Ringschicht quergestreifter Muskeln, die locker, durch Bindegewebsfibrillen getrennt, nebeneinander liegen und in der Spitze der Papille fehlen. Dieser Mus-

kelring wird im basalen Teil umfangreicher. Doch kommt es nie zur Ausbildung einer so starken Muskulatur wie in der Urogenitalpapille des Männchens von *Tripterygium*. Innerhalb dieses Muskelringes liegen, von einer schmalen Schicht lockeren Bindegewebes umgeben, die Ausführgänge des Urogenitalsystems.

Der erste und zweite Analflossenstachel besitzt keine Anhänge. Kolbenartige, aus Drüsenzellen bestehende Verdickungen sind nur an den Enden sämtlicher Strahlen des zweiten Rückenflossenabschnittes vorhanden.

Die weibliche Urogenitalpapille (Abb. 54, *Up.*) unterscheidet sich ohne weiteres durch ihre Form von der männlichen. Dicht hinter dem After befindet sich eine seichte Eindellung, von der aus die Urogenitalpapille allmählich ansteigt. Sie stellt eine lippenartige Vorwölbung dar, die auf ihrer freien Fläche leicht abgeplattet und am caudalen Ende halbkreisförmig ausgezogen ist. Auf der inneren Seite, in der taschenartigen Einstülpung der Epidermis, liegt am Grunde die schlitzartige Öffnung des Eileiters, an dessen dorsaler Seite, am Ende, der Harnleiter mündet. An den beiden Seiten der Papille setzen sich wulstartige Hautverdickungen caudalwärts fort, die allmählich flacher werden und sich kurz vor der Basis des zweiten Analflossenstachels vollkommen in der Rumpfhaut verlieren. So entsteht zwischen dem Rande der Urogenitalpapille und dem zweiten Analflossenstachel (A_1) eine grubenartige Vertiefung mit schwach konvexem Boden, aus welcher als kleine Papille der erste, von einer dicken Haut umgebene und stark reduzierte Analflossenstachel (A_2) hervorragt. Der zweite Analflossenstachel ist ebenfalls kleiner als beim Männchen und auch von einer dicken Epidermis eingehüllt. Kolbenartige Verdickungen, die Drüsenzellen enthalten, sind sowohl an den Enden der analen als auch dorsalen Flossenstrahlen nicht vorhanden.

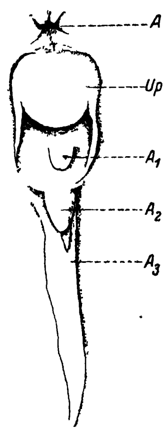


Abb. 54. Analfeld eines Weibchens von *B. adriaticus* Kfk. Wie Abb. 52. Auf 3/4 verkl. A_3 Dritter Analflossenstrahl.

Die Urogenitalpapille wird von einer kompakten Epidermis ohne Schleim-, Eiweiß- und Sinneszellen überzogen, die etwas stärker als die Epidermis des Rumpfes ist. Der Ei- und Samenleiter sind außer von einer schmalen Bindegewebszone, in der nur vereinzelt Kapillaren liegen, von einer aus wenigen, ringförmig und locker nebeneinander gelagerten Schicht quergestreifter Muskelfasern umgeben, die im Analpfropf durch

Hinzutritt weiterer Fasern verstärkt wird. Doch kommt es sowohl im Bereich der Urogenitalpapille als auch des Analpfropfes nie zur Ausbildung einer kompakten Ringmuskulatur. Der Muskelring ist von einer Bindegewebsschicht umgeben, die besonders stark ventral von dem Eileiter, also in der lippenartigen Vorwölbung entwickelt ist. In dieser sind neben Kapillaren größere lymphatische Hohlräume vorhanden, die miteinander in Verbindung stehen und so der Papille im Querschnitt ein netzartiges Aussehen verleihen. In diesen Lakunen liegen nur vereinzelte Erythrocyten. Demnach können diese lymphatischen Lakunen bei der Erektion der Urogenitalpapille eine Rolle spielen, was aber am lebenden Tier nicht beobachtet werden konnte. Die wulstartigen, caudalwärts sich ersteckenden Verdickungen werden durch Verstärkung des Bindegewebes bedingt. Lymphatische Lakunen sind in ihnen nicht vorhanden.

Ein weiteres sekundäres Geschlechtsmerkmal stellt das Hochzeitskleid des Männchens dar. Der Rücken ist schwefelgelb. Die Kehle und der Kiemendeckel sind goldgelb, im Gegensatz zu dem Weibchen, bei welchem sie hellgelb sind. Das Muskelfeld der Brustflossen ist ebenfalls goldgelb und besitzt eine rötliche Basis. Die Bauchflossen sind beim Männchen leuchtend rot, beim Weibchen dagegen hellgelb. Die Rückenflosse besitzt eine gelbe Basis, auf der ein dunkelgraues Feld folgt. Der Rand ist intensiv blauviolett. Bei den weiblichen Tieren ist die Basis der Rückenflosse gelblich, worauf ein dunkelbraunes Feld folgt, das keinen deutlich ausgeprägten Rand besitzt.

7. Blennius canaevae Vincig.

Im äußeren Bau der männlichen Geschlechtsorgane ist insofern eine weitere Differenzierung eingetreten, als die schlauchartigen Blindsäcke etwas voluminöser geworden sind und auch eine geringere Schlängelung aufweisen. Über ihren histologischen Bau kann nichts Näheres ausgesagt werden, da mir nur Formolmaterial vorliegt, das fur diese vergleichende Untersuchung nicht geeignet ist.

Die männliche Urogenitalpapille ist kurz kegelförmig und besitzt eine stumpfe Spitze. Sie liegt ungefähr in der Mitte zwischen dem After und der Basis des ersten Analflossenstachels.

Die weibliche Urogenitalpapille (Abb. 55) besitzt dagegen große Ähnlichkeit mit derjenigen von *Bl. adriaticus*. Dicht hinter dem After ist eine seichte, halbkreisförmige Rinne vorhanden, von der aus caudalwärts die Urogenitalpapille (*Up.*) als flacher, halbkreisförmiger Wulst aufsteigt. An ihrem caudalen Ende ist sie flach konkav. An dieser Stelle

heben sich aus der Haut des Rumpfes mehrere flache Wülste hervor, die zwiebelschalenartig eine kleine Papille, den rudimentären, vollkommen von einer dicken Epidermis- und Bindegewebslage umschlossenen ersten Analflossenstachel (A_1), umgeben. Sie reichen mit ihren zackenartigen Enden bis an die Basis des zweiten Analflossenstachels (A_2).

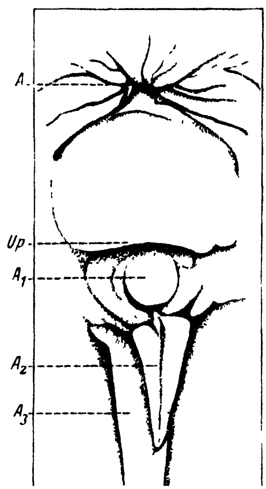


Abb 55. Analfeld eines Weibchens von *B. canevae* Kik. Wie Abb. 54.

Auf der ventralen Innenseite dieser lippenartigen Papille (*Up.*) münden in die taschenartige Einstülpung der Epidermis mittels eines gemeinsamen Sinus urogenitalis der Ei- und Harnleiter. Ihr feinerer Bau ist im Prinzip der gleiche wie bei *Bl. adriaticus*. In der Epidermis sind einzelne Sinnesknospen wahrzunehmen (auf fünf bis sechs Schnitten von 8 μ Dicke etwa eine bis zwei), denen aber wegen ihres sehr spärlichen Vorkommens eine besondere Bedeutung nicht zuzuschreiben ist. Das Lymphe und Blutkörperchen enthaltende Lakunensystem liegt zwischen der aus wenigen Fasern sich zusammensetzenden Muscularis und dem Corium, in einer straffen Bindegewebslage, in welcher zahlreiche elastische Fasern auftreten. Die Schicht des lockeren Bindegewebes, welche innerhalb der Muskelschicht den Ei- und Harnleiter umgibt, besitzt ebenfalls einige Lakunen. Doch sind in dieser Region, abgesehen von dem im Analpfropf liegenden Teil, hauptsächlich Kapillaren und nur sehr wenig kleinere Gefäße vorhanden. Sie wird ferner von einem dichten Maschenwerk elastischer Fasern durchsetzt, das ebenso stark ausgebildet ist wie in der weiblichen Urogenitalpapille von *Periophthalmus chrysospilos*.

8. Blennius tentacularis Brünnich.

Von dieser Art stand mir nur ein ausgewachsenes, mit Formol konserviertes Weibchen zur Verfügung.

Die Form der Urogenitalpapille ist ziemlich oberflächlich von FACCIOLÀ (1880) abgebildet und folgendermaßen beschrieben worden: »Nelle femine esso è previsto di un piccolo lembo semilunare sul contorno anteriore. Immediatamente dopo si nota un menomo tubercolo.« Da sie jedoch etwas komplizierter gebaut ist, als man es dieser Beschreibung entnehmen kann, so sei kurz auf ihren äußeren Bau eingegangen.

Die Urogenitalpapille (Abb. 56, *Up.*) ist von runder, lippenartiger Gestalt und reicht mit ihrem caudalen Rande bis an die papillenartige Erhebung des ersten, stark reduzierten Analflossenstachels (A_1). Sie ist von zwei breiten Hautwülsten umgeben, die in der Nähe des Analfeldes mit breiter, sich allmählich emporwölbender Basis beginnen und, schmaler werdend, bis an die Spitze des zweiten Analflossenstachels (A_2) geht. In dem Felde zwischen dem ersten und zweiten Analflossenstachel sind diese Wülste durch eine tiefe Rinne getrennt. Der »menomo tubercolo« entspricht also, wie es bereits GUITEL (1893) vermutete, jedoch wegen Mangel an Material es nicht nachprüfen konnte, dem ersten Analflossenstachel.

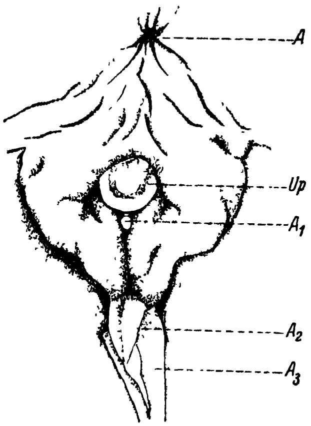


Abb. 56. Weibliches Analfeld von *B. tentacularis*. Kik. Wie Abb. 54.

Die männliche Urogenitalpapille ist in ihrer äußeren Gestalt eingehend von GUITEL beschrieben worden.

Die beiden Geschlechter unterscheiden sich ferner, wie es bereits FACCIOLÀ (1883) angibt, durch die Länge der Supraorbitaltentakel. Beim Männchen sind sie sehr lang und können die Basis des dritten Rückenflossenstrahles erreichen. Bei den weiblichen Tieren besitzen sie höchstens die Länge des Augendurchmessers. Dagegen ist, entgegen den Angaben FACCIOLÀS, die Zahl der Analflossenstrahlen bei beiden Geschlechtern nicht verschieden.

9. Blennius ocellaris L.

Von dieser Art stand mir ebenfalls nur ein weibliches Tier zur Verfügung, dessen Geschlechtsorgane wie bei den anderen *Blennius*-Arten gebaut sind. Die Urogenitalpapille besitzt dagegen einen für diese Art charakteristischen Bau, wie sie bereits von GUITEL (1893) beschrieben und abgebildet worden ist.

Hinter der Afteröffnung liegt eine kleine, fast halbkreisartige Vorwölbung der Haut, die am hinteren Rande leicht eingebuchtet ist. Auf der Innenseite dieser Vorwölbung liegen dicht nebeneinander die Mündungen des Harn- und Eileiters. Aus dieser Vorwölbung ragt eine kleine, von einer dicken Epidermis überzogene Papille hervor, der erste stark rückgebildete Analflossenstachel.

Die Urogenitalöffnung des Männchens ist nach GUITEL eine caudal-

wärts flacher werdende Furche an der Basis des ersten Analflossenstachels. Sie wird cranialwärts von einer kleinen konvexen, mitunter auch konkaven Lippe begrenzt und stellt die Verlängerung des Urogenitalkanals dar.

10. Blennius zvonimiri Colomb.

Den bisher beschriebenen Arten ist, wenn man die Ausbildung der Blindschläuche in Betracht zieht, *Bl. zvonimiri* anzureihen. Bei dieser Art sind sie ungefähr $^1/_2$ mm dick und leicht gewunden und münden in den unpaaren Samenleiterabschnitt dicht hinter der Vereinigungsstelle der beiden Samenleiter. Diese sind höchstens $^2/_3$ so lang wie die gestreckten ellipsoidartigen Hoden, welche an ihrem cranialen Teil zugespitzt sind. In den Endabschnitt des Samenleiters mündet noch auf der dorsalen Seite, kurz vor Beginn des ectodermalen Abschnittes, der Harnleiter, so daß dem Urogenitalsystem dieser Art ebenfalls ein Sinus urogenitalis zu eigen ist.

Die von mir untersuchten Tiere stehen in der Brunstzeit, da die Hochzeitsfärbung noch intensiv ausgeprägt ist. Doch scheinen sie bereits ein oder mehrere Male befruchtet zu haben. Denn die Hoden enthalten noch zahlreiche Spermatozoen; aber diese liegen, ohne daß an ihnen Degenerationserscheinungen wahrzunehmen sind, locker nebeneinander in der Mitte der Samenkanälchen, deren Wände von Spermatogoniencysten besetzt sind, welche sich noch teilweise in Vermehrungsteilung befinden. Ferner sind auch zahlreiche Spermatozoen in den Gängen des Nebenhodens und im Lumen des Samenleiters vorhanden, dessen Epithelzellen ihr Sekret bereits größtenteils ausgestoßen haben.

Das Zwischenstück des Samenleiters ist ungefähr 150—200 μ lang. Es besitzt ein hohes, sich aus schmalen Zellen (10—12 μ breit und 30 μ hoch) zusammensetzendes Epithel. Die bläschenförmigen Kerne liegen je nach dem Sekretionszustand entweder basal oder in der Mitte und nehmen fast die gesamte Breite der Zelle ein. Das Plasma zeigt auf homogenem Grunde feine, in dichten Reihen angeordnete Prosekretkörner, welche sich mit Azan braun bis rotbraun färben. Nach der Peripherie zu fließen sie größtenteils zusammen und bilden ein grobscholliges Sekret, in dem größere Körner liegen. Diese periphere Sekretmasse färbt sich mit Azan dunkelviolett, am Rande der Zelle tiefblau. Stellenweise ist auch der Austritt von Sekret zu beobachten, wobei zunächst die Zellmembran leicht vorgewölbt wird und dann einreißt. So tritt das Sekret als dicke Stränge in das Lumen, in welchem es sich mit dem Nebenhodensekret und den Spermatozoen vermischt.

Das Epithel des Zwischenstückes geht, wie bereits bei dem Samenleiter der anderen *Blennius*-Arten beschrieben wurde, allmählich in dasjenige des eigentlichen Samenleiterabschnittes über. Dieser ist, wie auch das Zwischenstück, von einer schmalen kompakten Muskelschicht (Abb. 57, *Mu.*) umgeben, welche der Basalmembran anliegt. Je nach dem Kontraktions- und Füllungszustand des Samenleiters ist sie 4—8 μ dick und wird nur von einigen Bindegewebsfasern und wenigen Kapillaren durchsetzt. Letztere treten an die Basalmembran heran, schieben sie aber nur an wenigen Stellen in das Epithel hinein. Die Epithelzellen sind etwa 50 μ breit und 40 μ hoch. Zwischen diesen großen Zellen liegen noch kleine, nur 12—15 μ breite und 40 μ hohe, die wahrscheinlich durch Zusammenpressen diese schmale Form angenommen haben. Sie haben bereits den größten Teil ihres Sekretes entleert, worauf die leeren Zellen und die kompakten Sekretmassen im Samenleiterlumen hinweisen. Die bläschenförmigen Kerne, von rundlich dreieckiger Gestalt, liegen an der Peripherie der Epithelzellen. Letztere enthalten nur in einer schmalen, basalen Schicht größere Prosekretkörner, die sich verflüssigen und zusammenfließen. Der größte Teil des Zellinhaltes besteht aus schleifenartigen Massen von verflüssigtem Sekret, die, durch größere oder kleinere Zwischenräume getrennt, in einem sich schwach färbenden Plasma liegen. An der Peripherie dagegen ist das Sekret als breite kompakte Schicht vorhanden, welche der Zellmembran anliegt und zahlreiche Reihen kleiner Körner enthält. Durch Auflösen der Zellmembran tritt das Sekret als breite Streifen in das Samenleiterlumen. Basalzellen sind im Epithel nur sehr spärlich vorhanden. Der Endabschnitt des Samenleiters weist den bei den anderen *Blennius*-Arten beschriebenen Bau auf.



Abb. 57. Querschnitt durch die Wandung des eigentlichen Samenleiterabschnittes von *B. zvonimiri* Krk, 24. V. 1929. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10×, Tblg. 152. Auf 3/4 verkl. *Mu* Muscularis.

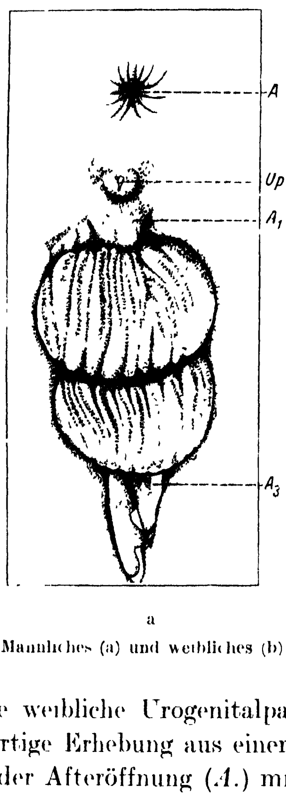
In den Blindschläuchen ist eine weitere Differenzierung eingetreten. Unter dem Peritonealepithel (Taf. 3, Abb. 11) liegt eine Schicht lockeren Bindegewebes, in welcher sich zahlreiche glatte Muskelfasern vorfinden, die nicht zu einer kompakten Ringmuskulatur zusammengelagert sind.

Diese Bindegewebsschicht sendet gerüstartige Fortsätze, an deren Basis stets eine Kapillare liegt, in das Epithel, so daß dieses hohe Faltenbildungen aufweist. Doch treten an diesen Längsfalten, welche als lange, papillenartige Gebilde in das Lumen hineinragen, keine astartigen Verzweigungen auf. Das Epithel ist 10—20 μ hoch; seine Höhe hängt von der Lage der Zellen ab. Zwischen den Falten sind die höchsten Zellen vorhanden, die eine prismatische Gestalt besitzen. An den Seiten der Falten sind sie keilförmig und werden niedriger. Ihre geringste Höhe haben sie aber auf dem Kamm. Hier schieben sie sich keilförmig in die Bindegewebsfasern und nehmen, besonders auf den Faltenkuppen, mitunter eine polyedrische Gestalt an. Entsprechend der Form der Zellen ist auch der Kern entweder länglich oval, keilförmig oder sogar bläschenförmig mit schwachen Eindellungen. Stets ist nur ein Kern in einer Zelle vorhanden. Er enthält mehrere Nucleolarbrocken und liegt meistens zentral. Das Plasma der Zellen enthält grobe, mit Azan sich intensiv rotbraun färbende Körner, die an der Peripherie um kleinere vakuolenartige Gebilde liegen. Sie ragen oft, von einer homogenen Plasmamasse umgeben, pseudopodienartig in das Lumen der Blindschläuche und fließen in ihnen zu kleinen, grobkörnigen Sekretkugeln zusammen, welche dicht nebeneinander im Lumen liegen, ohne zu einer homogenen Masse zu verschmelzen. Das im Lumen befindliche Sekret zeigt mit Azan dieselbe Farbreaktion wie die Prosekretkörner. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin nimmt es einen hellgrauen Ton an und färbt sich nur schwach mit Säurefuchsin. Vereinzelt finden sich im Epithel, besonders auf dem Kamm der Falten, Zellen mit Kernen, die bei Färbung mit Eisenhämatoxylin fast schwarz werden. In diesen Zellen ist nur homogenes Plasma mit wenigen feinen Prosekretkörnern vorhanden, so daß die Annahme naheliegt, daß es sich um Zellen handle, in welchen die Sekretbildung gerade angefangen hat. Ob der Kern jedoch aktiv durch Abgabe von Nucleolarsubstanz an ihr beteiligt ist, konnte nicht festgestellt werden.

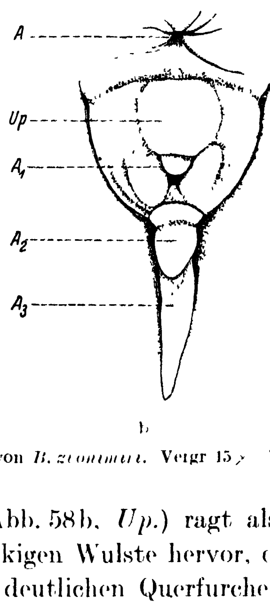
Die männliche Urogenitalpapille (Abb. 58a, *Up.*) liegt kurz vor der Basis des ersten Analflossenstachels Sie ist von kleiner halbkugelförmiger, oft auch kegelförmiger Gestalt und weist in der Mitte die Mündung des Sinus urogenitalis auf. Mitunter ragt die Papille überhaupt nicht aus der sie umgebenden Haut hervor, so daß sie dann mit bloßem Auge kaum zu erkennen ist. Der dicht hinter ihr liegende erste Analflossenstachel (A_1) ist vollständig von einer eiförmigen bis rundlichen, in Längsfalten angeordneten Hautverdickung bedeckt, auf deren Bau erst bei der Besprechung ähnlicher Gebilde bei *Bl. pavo* eingegangen

werden soll. Auch der zweite Stachel tragt eine ähnliche Papille, welche stets kleiner als die erste ist, aber dennoch die Strahlenspitze stets einhüllt. Die beiden stachligen Strahlen sind ebenso wie die übrigen in der Mitte durch eine schmale Hautfalte verbunden. Die hinter den beiden Stacheln liegenden Gliederstrahlen (A_3) tragen an ihrer Spitze eine epidermale Verdickung, aus welcher das Ende des Strahles hervorragt.

Die männliche Urogenitalpapille von *Bl. zvonimiri* ist also derjenigen von *Bl. tentacularis* (GUITEL 1893) sehr ähnlich. Nur sind bei letzterer die drüsenartigen Anhänge kleiner, was aber auch mit der verschiedenen Beobachtungszeit zusammenhängen kann.



a



b

Abb 58 Männliches (a) und weibliches (b) Analfeld von *B. zvonimiri*. Vergr 15 × Wie Abb 54

Die weibliche Urogenitalpapille (Abb. 58b, *Up.*) ragt als flache, lippenartige Erhebung aus einem dreieckigen Wulste hervor, der dicht hinter der Afteröffnung (*A.*) mit einer deutlichen Querfurche beginnt Die Papille ist an ihrem Ende leicht konkav gewölbt. Dicht vor der Spitze liegt auf der Innenseite die Mündung des Eileiters. Die Basis des ersten Analflossenstachels (A_1), der stark rückgebildet und fast halbkugelförmig ist, wird noch teilweise von der Urogenitalpapille bedeckt. Zu beiden Seiten dieses rudimentären Strahles sind flache Wülste vorhanden, welche allmählich in den Urogenitalwulst übergehen. Am Ende dieses Wulstes erhebt sich der zweite, ebenfalls stark rückgebildete Analflossenstachel (A_2).

Ein weiteres sekundäres Geschlechtsmerkmal stellen die Augententakel dar, die beim Männchen sehr lang und stark gefiedert sind, jedoch nie bis zum ersten Strahl der Rückenflosse reichen. Beim weiblichen Tier sind sie höchstens halb so lang und wenig gefiedert.

Das Hochzeitskleid des Männchens zeichnet sich durch die leuchtende Färbung aus. Der Rumpf ist gelb und besitzt breite, schwarze, in Flecken aufgelöste Schrägreihen. Dorsal der Seitenlinie sind zahlreiche bläuliche, ventral zahlreiche kleine rötliche Flecken vorhanden. Der Kopf ist gelblich, rot getüpfelt. Die Tüpfel sind auf der Rückenseite zu einem feinen Netzwerk verschmolzen. Die Kiemendeckel besitzen rote und violette Schrägstreifen oder Flecken und einen großen, dunkelbraunen Augenfleck. Die Rückenflosse ist im ersten Teil an der Basis gelblich und wird nach dem Rande zu rötlich und violett gefleckt. Der zweite Flossenstrahl ist rot, und das Feld zwischen dem zweiten und dritten Strahl besitzt einen runden, olivgrünen Fleck. Der zweite Teil der Rückenflosse ist an der Basis gelblich violett und nach dem Rande zu dunkelviolett. Er besitzt zahlreiche Schrägstreifen aus länglichen, rötlichen Flecken. Die Brustflossen sind gelblich und weisen rote, gewellte Querstreifen und violette Flecken auf. Ihr Strahlenfeld ist gelblich durchsichtig, im ventralen Teil orange. Die Bauchflossen sind rot mit gelber Basis. Die Afterflosse ist hellgelb und besitzt rote Strahlen, welche nach dem Rande zu schwarzblau werden. Die Schwanzflosse ist durchsichtig violett und besitzt einen breiten rötlichen Rand.

11. Blennius sanguinolentus Pall.

Auch bei dieser Art fugen sich, von geringen Abweichungen abgesehen, die Geschlechtsorgane dem allgemeinen *Blennius*-Typ ein. Die am cranialen Ende blasenartig erweiterten Samenleiter (Abb. 59, *Vd.*) beginnen an der inneren Seite des caudalen Nebenhodenabschnittes (*Nh.*) und laufen bis zum Analpfropf unter allmählicher Verjungung aufeinander zu. Im Analpfropf kommen sie parallel zueinander zu liegen, um sich dann wieder seitwärts zu entfernen und getrennt, mit besonderen Öffnungen zu munden. Die an ihrem Ende stark verbreiterten Blindschläuche (*Bld.*) münden seitwärts, in der Region des Analpfropfes, in den zugehörigen Samenleiter. Eine Verschmelzung der beiden Samenleiter auf einer kurzen Strecke im mittleren Teil des Analpfropfes, wie es Facciolà (1883) angibt, habe ich bei meinen Tieren nicht feststellen können. Vielmehr glaube ich, daß, falls bei dem von Facciolà präparierten Tier keine Entwicklungsanomalie vorgelegen hat, dieser einem Irrtum zum Opfer gefallen ist Denn im Analpfropf kommen die Samen-

leiter dicht nebeneinander in einem gemeinsamen Bindegewebskomplex zu liegen, der von einigen glatten Muskelfasern umgeben wird, so daß eine einwandfreie Feststellung ihres Verlaufes nur an Schnitten möglich ist. Bei dieser Art ist also, worauf bereits GUITEL hinweist, der einzige bis jetzt bei den *Blennius*-Arten bekannte Fall vorhanden, daß die Samenleiter sich überhaupt nicht vereinigen, sondern getrennt münden.

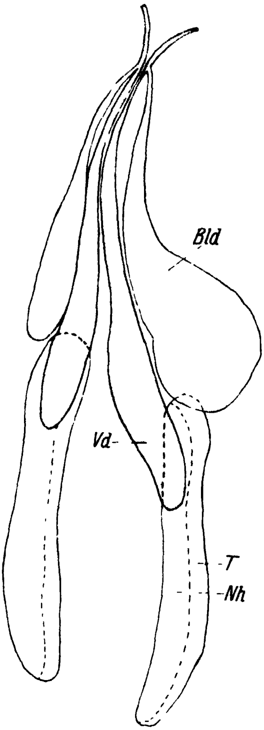


Abb. 59.



Abb. 60.

Abb. 59. Männliche Geschlechtsorgane von *B. sanguinolentus*. Vergr. 4,5 ×. Wie Abb. 48.
Abb. 60. Querschnitt durch die Wandung des eigentlichen Samenleiterabschnittes von *B. sanguinolentus*. Kik, 12. VI. 1930. Susa, Eisenhämatoxylin Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10 ×, Tblg 152. Auf 3/4 verkl. *Kp.* Kapillaren, *Lmu.* Längsmuskulatur, *Rmu.* Ringmuskulatur, welche nicht vollständig ausgezeichnet ist.

Im feineren Bau der Geschlechtsorgane sind im Vergleich zu den anderen *Blennius*-Arten wesentliche Unterschiede am Samenleiter und an den Blindschläuchen vorhanden.

Das Zwischenstück des Samenleiters ist mit einem flachen kubischen bis pflasterartigen Epithel ausgekleidet, welches zum Teil nur eine Fortsetzung des Epithels der Nebenhodengänge darstellt. Dieser Abschnitt geht plötzlich in das Epithel des eigentlichen Samenleiters über. Zwar

sind die dem Epithel des Zwischenstückes anliegenden Zellen etwas niedriger als die folgenden; doch besitzen sie denselben Bau, so daß von einem Übergangsepithel nicht gesprochen werden kann.

Der eigentliche Samenleiterabschnitt (Abb. 60) besitzt eine ziemlich dicke Wandung, an welcher deutlich eine innere Längs- (*Lmu.*) und eine äußere Ringschicht (*Rmu.*) glatter Muskeln zu erkennen sind. Doch gehen die Fasern an der Grenze beider Schichten durcheinander, so daß eine scharfe Trennung nicht immer möglich ist. Die Ringmuskelschicht ist von zahlreichen lockeren Bindegewebsfasern durchsetzt, die sich auf der Außenseite zu einer schmalen Bindegewebszone zusammenlagern, welcher direkt das Peritonealepithel aufliegt. Diese wie auch die Ringmuskelschicht sind wegen ihres Umfanges in Abb. 60 nicht eingezeichnet. Die innere Längsmuskelschicht wird von der Basalmembran begrenzt, welche stellenweise durch Kapillaren (*Kp.*) in das Epithel vorgeschoben ist, das aus sehr hohen und schmalen, prismatischen Zellen besteht. Sie sind 75—85 μ hoch und 5—8 μ breit und von der Basalmembran nicht durch Basalzellen getrennt. Der Kern liegt in den Zellen, die das Sekret fast ganz entleert haben — nur solche Tiere konnten untersucht werden — im oberen Drittel an der Grenze von dem mit Sekret gefüllten Teil und dem sekretarmen. Er ist rund bis länglich oval, mitunter unregelmäßig eingedellt und besitzt ein grobkörniges, gewöhnlich einen größeren Nucleolus enthaltendes Chromatingerüst. Die unterhalb des Kernes liegende Zone des Plasmas enthält ein aus feinen Körnern aufgebautes, unregelmäßiges Maschenwerk, welches große, vakuolenartige Gebilde umschließt. Diese sind wahrscheinlich durch das Ausstoßen des Sekretes und nicht durch Herauslösen von Lipoiden und Fetten entstanden, die auch bei Fixierung mit Flemmingschem Gemisch im Epithel nicht festgestellt werden konnten, so daß sie, im Gegensatz zu *Blennius pavo*, während der Brunstzeit zu fehlen scheinen. Ob sie überhaupt im Samenleiterepithel vollständig fehlen oder nur periodisch auftreten, müßte noch festgestellt werden. Die oberhalb des Kernes liegende Plasmazone ist mit feinen Prosekretkörnern gefüllt, zwischen welchen ebenfalls keine Fett- und Lipoidtropfen auftreten. Nach dem Samenleiterlumen werden die Zellen durch Schlußleisten begrenzt, die besonders bei Färbung mit Eisenhämatoxylin deutlich hervortreten.

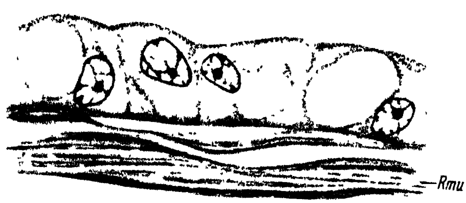
Die Epithelzellen senden große, mit Prosekretkörnern gefüllte blasenartige Vorwölbungen in das Lumen, die bis 25 μ lang sein können. Von ihnen schnüren sich bläschenartige Stücke ab, an denen deutlich eine Membran zu erkennen ist. Sie geben durch Zerreißen der Membran

ihren Inhalt in das Lumen des Samenleiters ab. Geschieht die Abschnürung nur teilweise, so bleiben nach der Entleerung des Sekretes die Wände dieser Blasen zunächst als fadenartige Gebilde zurück, welche sich zu cilienartigen Fortsätzen zusammenlegen können. Besonders gut ausgebildete Fortsätze entstehen in dem Fall, daß die ganze Vorwölbung der Zelle das Sekret entleert, ohne daß größere Stücke abgeschnürt werden.

Im caudalen Abschnitt wird das Epithel flacher und ist schwach in der Längsrichtung gefaltet. Sekretorische Erscheinungen sind in diesem Teil nicht festzustellen.



a



b

Abb. 61. Querschnitt durch die Wandung der Blindschläuche von *B. sanguinolentus*. Kik. 12. VI. 1930. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. Zeiss Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 ×, Tblg. 152. Auf 4/5 verkl. a) Schnitt durch nicht sezernierendes Epithel, b) sezernierendes Epithel (Muskulatur nicht ganz ausgezeichnet). *Rmu.* Ringmuskelschicht.

Die Wandung der Blindschläuche (Abb. 61) ist eine breite, aus glatten Fasern bestehende Ringmuskelschicht (*Rmu.*), welche stark von lockerem Bindegewebe und stellenweise von zahlreichen Kapillaren und kleinen Gefäßen durchsetzt wird. Das Epithel (Abb. 61 a) ist gewöhnlich sehr flach, 4—5 μ hoch und 8—10 μ breit. Das Plasma der Epithelzellen enthält zahlreiche feine Körnchen, die in der Mitte um den Kern zu einem Gerüstwerk, an der Basis und der Peripherie dagegen zu einer feingekörnten Schicht zusammengelagert sind. Der längliche Kern besitzt in einem feinen Chromatinnetz einen größeren Nucleolus, der in mehrere Stücke zerfallen sein kann, welche dann an der Kernmembran liegen. Eine sekretorische Tätigkeit ist an diesen Zellen nicht nachweisbar. Zwischen diesen Epithelzellen liegen noch Komplexe

anderer Zellen, welche 8—10 μ hoch und 10—12 μ breit sind (Abb. 61 b; die Ringmuskulatur ist hier nicht vollständig ausgezeichnet). Diese Zellen besitzen ein großes, fast die ganze Zelle ausfüllendes, oder mehrere kleinere, vakuolenartige Gebilde, die wahrscheinlich durch Abgabe von Sekret entstanden sind. Keineswegs sind sie auf das Herauslösen von lipoid- und fettartigen Substanzen zurückzuführen, da diese auch nach Fixierung mit FLEMMINGschem Gemisch nicht nachweisbar sind. Vielmehr weisen spärliche Sekretreste im Lumen auf die sekretorische Tätigkeit dieser Zellen hin. In ihnen liegt der mitunter leicht zusammengepreßte Kern in einer Ecke oder, falls nur eine kleine Vakuole vorhanden ist, auch in der mittleren und oberen Region. Ob diese Zellen jedoch nur einen anderen sekretorischen Zustand als die eingangs beschriebenen oder aber besonders differenzierte Zellen darstellen, ist an meinem Material nicht zu entscheiden.

Im Bereich des Analpfropfes, an der Stelle, an welcher die Samen- und der Harnleiter dicht nebeneinander liegen, sind diese Gänge in einem Bindegewebslager aus lockeren Fasern eingebettet, das von einzelnen kleineren Gefäßen und Kapillaren durchzogen wird. Diese innere Bindegewebszone wird von einem schmalen Muskelring begrenzt, welcher hauptsächlich aus glatten Fasern besteht, zwischen welchen auch einige quergestreifte liegen. Nach dem erneuten Auseinanderweichen der Samenleiter bleibt diese Anordnung der Schichten erhalten. Nur wird der Ringmuskel sehr schmal und besteht gewöhnlich aus einer glatten Faser, die stellenweise nicht einmal zu einem vollständigen Ring geschlossen ist. Noch vor Beginn des ectodermalen Abschnittes verliert sich der Muskel in dem Bindegewebe, so daß an dieser Stelle zwischen der Epidermis und dem Samenleiter nur eine breite Bindegewebsschicht liegt, welche aus lockeren und wenigen elastischen Fasern besteht. Die Epidermis der Urogenitalpapille zeigt denselben Bau wie diejenige der Bauchhaut.

Die beiden Geschlechter unterscheiden sich äußerlich ebenfalls durch die verschiedenartige Ausbildung der Urogenitalpapille. Da von ihnen bereits GUITEL (1893) gute Abbildungen bringt, so sollen sie hier nur kurz beschrieben werden.

Das Männchen besitzt hinter dem After eine länglich ovale, quergestellte Urogenitalpapille, deren hinterer Rand fast eine gerade Linie bildet oder mitunter leicht konvex gekrümmt ist. In der Mitte ist die Papille durch eine flache Delle, in welcher die Öffnung des Harnleiters liegt, unvollständig geteilt. Auf den seitlichen Höckern befindet sich je eine Mündung der Samenleiter. Die Papille bedeckt teilweise die Basis

des ersten Analflossenstachels, welchem, ebenso wie dem zweiten, auf seinem mittleren Teile eine große, stark pigmentierte drüsige Papille aufsitzt, die mit den Stacheln durch eine starke Hautfalte verbunden ist. Jede dieser Papillen besteht aus distalwärts sich verbreiternden Hautfalten, welche radiär um ein schwach ovales Feld angeordnet sind, derart, daß die cranialen am längsten und die caudalen am kürzesten sind. Auf jeder dieser primären Falten liegen noch zahlreiche kleine, welche ebenfalls in Richtung der Hauptfalten angeordnet sind.

Die weibliche Urogenitalöffnung befindet sich auf der Innenseite einer kleinen Papille, welcher der Basis des ersten, kurzen Analflossenstachels anliegt. Sie wird von zwei länglich ovalen Hautwülsten umgeben, die auf beiden Seiten zwischen den Falten des Analfeldes beginnen und unter allmählicher Verbreiterung sich caudalwärts erstrecken. In Höhe der Spitze des Analflossenstachels werden sie etwas schmäler und wenden sich im Bogen nach der Innenseite, um an das Ende des ersten Stachels heranzutreten. Der zweite Stachel ist ebenfalls gedrungen und von einer verdickten Haut umgeben, welche sich an den Seiten der Basis wulstartig verbreitert. Ferner ist noch zu bemerken, daß die äußere Gestalt der weiblichen Urogenitalpapille starken Abänderungen unterworfen ist, wie es durch die Arbeit von Guitel dargelegt wurde.

Bezüglich des Hochzeitskleides ist zu bemerken, daß es beim Männchen im Vergleich zum Weibchen nicht besonders stark ausgeprägt ist. Nur der caudale Teil der Brustflossenstrahlen ist beim männlichen Tier intensiv rot gefärbt, während beim Weibchen diese Region hellgrau und dunkel gefleckt ist.

12. Blennius pavo Risso.

Da mir von dieser Art ein umfangreiches, leider nur aus der Brunstzeit stammendes Material zur Verfügung steht und sie im Bau der Geschlechtsorgane den allgemeinen *Blennius*-Typ aufweist, so sollen an ihr besonders ausführlich der Hoden, Nebenhoden und die äußeren Anhangsdrüsen besprochen werden.

Die Hoden (Abb. 62, *T.*), welche nach vorn bis zum stachligen Teil der Rückenflosse sich erstrecken, sind von länglich ovaler, mitunter nierenförmiger, im Querschnitt schwach sichelförmiger Gestalt. Sie liegen schalenartig den Nebenhoden (*Nh.*) auf, mit denen sie zusammen in einer Peritonealhülle liegen. Die Hodenkanälchen sind schlauchförmige, mitunter an ihren Enden verzweigte Gebilde, welche alle fast senkrecht zu dem Nebenhodenrande stehen. Sie sind durch schmale Bindegewebssepten getrennt, in denen einzelne interstitielle Zellen liegen.

Doch soll auf ihren Bau — COURRIER (1923) beschreibt sie ausführlicher von *Bl. pholis*, welcher im August gefangen wurde — nicht näher eingegangen werden, da eine jahreszyklische Untersuchung nicht möglich war. In der Nähe des Nebenhodens sind ferner noch zwischen den Hodenkanälchen Komplexe von sezernierenden Zellen vorhanden, welche wahrscheinlich den im Hoden von *Tripterygium nasus* beschriebenen

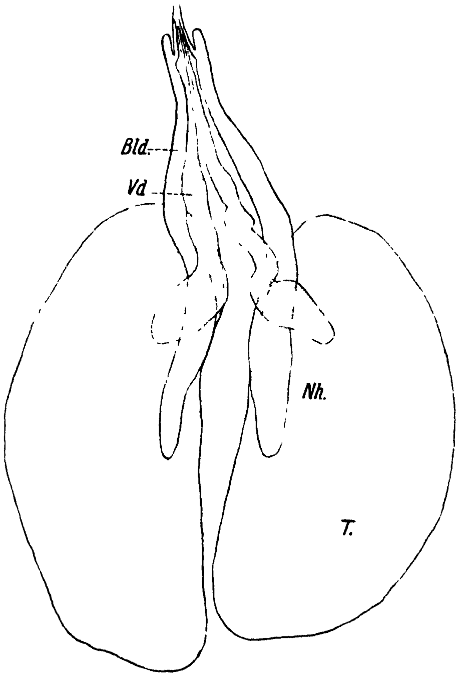


Abb. 62



Abb. 63

Abb. 62. Männliche Geschlechtsorgane von *B. pavo*. Krk, 23. V. 1929. Vergr. 7×. Wie Abb. 48.
Abb. 63. Enteroaffine Zellen aus dem Hoden von *B. pavo*. Krk, 21. V. 1929. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 20×, Tblg. 152. Auf 4/5 verkl. *Bgf* Bindegewebsfasern

Zellen homolog sind. Sie entsprechen wohl den Zellen, die STEPHAN (1902) im Hoden und Ovar verschiedener Teleosteer gefunden hat und welche er funktionell mit den Zwischenzellen vergleichen zu können glaubt. Da diese Zellen wesentlich anders gebaut sind als die von *Tripterygium nasus* — vielleicht wäre auch nur an eine andere Funktionsphase zu denken, wenn auch der Hoden der beiden Tiere bezüglich der Spermatozoen dasselbe Bild darbietet —, so sollen sie zunächst beschrieben werden. Die Zellen (Abb. 63) liegen in kleinen Komplexen, die von einer lockeren Bindegewebsschicht (*Bgf.*) umgeben sind. Sie sind locker

nebeneinander gelagert und reihenweise häufig durch breitere Lakunen getrennt, die aber wohl als durch die Fixierung entstanden angesehen werden müssen. Liegen die Zellen einzeln, so sind sie leicht abgerundet; sind sie dagegen dichter zusammengelagert, so besitzen sie oft eine rechteckige bis polyedrische Gestalt. Die Zellgrenzen sind in letzterem Fall nur sehr schwer zu erkennen. Die langgestreckten, häufig einseitig eingedellten Kerne befinden sich meistens an der Peripherie. Sie besitzen einen deutlich wahrnehmbaren Nucleolus, der auch in mehrere Brocken zerfallen sein kann. In dem homogenen Plasma, das eine schwache Chromaffinität besitzt, liegen feine Körner, das Prosekret, die sich bei Behandlung mit Eisenhämatoxylin dunkel färben. Sie sind häufig zu Klumpen zusammengeballt, an welchen sich jedoch stets ihre Zusammensetzung aus zahlreichen Körnchen erkennen läßt. Neben diesen sind noch zahlreiche kleine Lipoid- und Fettropfen nachweisbar, welche stellenweise zu größeren Ballen verschmolzen oder locker zusammengelagert sein können. Doch habe ich den Austritt von Fett- und Prosekretkörnern bzw. die Umwandlung letzterer zu dem eigentlichen Sekret während dieser jahreszyklichen Phase nicht beobachten können. Ebenso konnten diese Zellen nie im Inhalt des Samenleiters gefunden werden, wie es Stephan angibt. Da in meinen Präparaten keine Anzeichen einer aktiven Wanderung von ihnen vorhanden sind, so halte ich ihren Durchtritt durch die Bindegewebssepten nicht für bewiesen. Diese Zellen sind ebenfalls im Ovar der von mir untersuchten *Blennius*-Arten vorhanden, in welchem sie ähnliche Komplexe bilden. Wegen ihrer Chromaffinität sind sie wohl in Beziehung zu dem Suprarenalsystem zu bringen und mit den parasympathischen Zellen im Säugerovar zu vergleichen.

Die Hodenkanälchen gehen direkt unter Einschaltung eines Zwischenstückes in die Nebenhodengänge uber, deren Zahl dieselbe ist wie diejenige der Hauptäste der Samenkanalchen. Am Hilus vereinigen sich die Nebenhodengänge zu einem gemeinsamen Ausführgang, dem Zwischenstück des Samenleiters. Der Nebenhoden ist, wie vorausgeschickt werden soll, dem Rete testis der Säugetiere homolog. Er entwickelt sich aus dem auf der inneren Seite gelegenen Teil der Hodenanlage, wobei die Urkeimzellen degenerieren und die indifferenten Zellen sich zu den Nebenhodenepithelzellen differenzieren. Eine Beteiligung der Urkeimzellen an der Bildung der Nebenhodengänge muß ich entgegen der Angaben von Champy und Gley (1922) ablehnen.

Der Nebenhoden (Abb. 64, *Nh.*) setzt sich aus zahlreichen Kanälchen zusammen, von denen jedes von einer Bindegewebsmembran um-

geben ist. Diese besteht nur aus wenigen Fasern, an welchen deutlich die langgestreckten, schmalen Bindegewebszellen zu erkennen sind. Zwischen ihnen liegen zahlreiche Kapillaren, die sich erst an der Seite des Samenleiters zu größeren Gefäßen vereinigen. Größere Bindegewebskomplexe sind während der Brunstzeit zwischen den Kanälen nicht vorhanden. Die Nebenhodengänge werden von einem hohen, einschichtigen Epithel ausgekleidet, in welchem keine Basalzellen vorhanden sind. Die Epithelzellen sind von rechteckiger oder trapezartiger Gestalt und je nach dem



Abb. 64. Ausschnitt aus dem Querschnitt eines Hoden von *B. pavo*. Krk, 21. V. 1929. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. LEITZ Obj. 3, Oc. 3, Tblg. 152. Auf 2/3 verkl. *Nh* Nebenhoden, *Vd* Samenleiter.

Füllungszustand mit Sekret, nach ihrer Lage und ihrer Kontraktion 20–50 μ hoch und besitzen eine mittlere Breite von 15–40 μ. Während der Brunst, wenn die ersten Spermatozoen bereits in den Nebenhodengängen liegen, bietet sich folgendes Bild dar (Taf. 3, Abb. 12a): Die großen bläschenförmigen Kerne liegen meistens in der Mitte der Zellen. Sie sind rund bis oval, oft mehr oder minder stark eingedellt und besitzen in einem feinen Chromatingerüst einen großen, zentral oder peripher gelegenen Nucleolus. Zuweilen sind noch kleinere Nucleolarbrocken vorhanden. In dem Plasma sind feine, in dichten Reihen angeordnete Körnchen wahrzunehmen, die sich mit Azan braun färben

und das Prosekret darstellen. An der Peripherie liegen sie in einer homogenen, hellblau gefärbten Plasmazone; sie färben sich hier dunkelblau. In dieser Zone sind sie auch teilweise bereits verschmolzen. Sie treten als kleine, homogene Ballen durch die Zellmembran und vermischen sich mit den Spermatozoen. Zwischen den Strängen von Prosekret und auch in der Zone, in welcher die Umwandlung der Körner zu dem eigentlichen Sekret vor sich geht, liegen zahlreiche Vakuolen, die durch Herauslösen von Lipoiden und Fetten entstanden sind. Diese lipoid- und fettartigen Substanzen machen, wie es auch Champy und Gley angeben, den größten Teil der in das Lumen ausgestoßenen Sekretmassen aus. Nach der Sekretabgabe werden die Zellen flacher. Es tritt eine starke Verengerung der Nebenhodengänge ein, die mit einer Kontraktion des ganzen Nebenhodens verknüpft ist. In den Epithelzellen (Taf. 3, Abb. 12b) rücken dann die Kerne an die Basis. In ihnen finden sich in dem Chromatingerüst zahlreiche Klumpen von Nucleolarsubstanz, die sich von dem kompakten Nucleolus abgeschnürt haben. Im basalen Teil des Plasmas liegen ferner, zu einem Netzwerk zusammengelagert, die Prosekretkörner, zwischen welchen kleine Fett- und Lipoidtropfen zu erkennen sind. Der mittlere und periphere Teil der Zellen besitzt dagegen ein grobmaschiges Netzwerk von feinen Körnern, die an der freien Zellwand in einer schmalen Zone dicht zusammengeballt sind und zwischen sich größere, leere Vakuolen enthalten. Die periphere Zone färbt sich nicht mehr mit Azan braun, sondern, wie die Prosekretkörner, braunviolett bis violett.

Über den jahreszyklischen Ablauf im Nebenhoden, der wegen Mangels an Material nicht verfolgt werden konnte, machen Champy und Gley (1922), indem sie sich auf *Bl. pholis* beziehen, folgende Angabe: »Au printemps, vers le moment de l'accouplement, les voies génitales intraglandulaires se dilatent et les cellules glandulaires diminuent le volume par excrétion du produit élaboré. Après l'accouplement, le volume des cellules glandulaires recommence à croître peu à peu.« Diese Beobachtungen stimmen also mit den noch später zu besprechenden Verhältnissen bei *Petroscirtes punctatus* überein, wenn man, da diese Art keinen jahreszyklischen Ablauf der Keimdrüsen aufweist, Tiere mit dem gleichen Zustande der Spermatogenese vergleicht.

Über die Entwicklung der Nebenhoden der Blenniiden liegt nur eine Angabe von Champy (1921) vor, welcher folgendes bemerkt: »Chez une blennie de 4 cs. on voit que, le long d'un bord du testicule, les gonocytes se rangent en tubes nettement épithéliaux tandis que dans le reste ils demeurent groupés en nodules. A ce stade, la transition entre les

deux séries de formations est ensible. Au bord extrême des formations tubulaires l'épithélium des tubes est formé de cellules à noyaux allongés qui ne rappellent pas ceux des gonocytes. Dans la partie moyenne on trouve intercalé des gonocytes typiques et à l'autre bord les gonocytes se trouvent à l'état pur, séparés seulement par les petits noyaux folliculeux». CHAMPY kommt dann zu dem Schluß: »Ce sont des gonocytes transformés, évolués dans un sens autre que leur destination ordinaire qui constituent cette glande remarquable.«

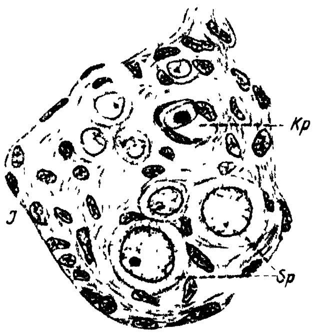
Diesem Schluß kann ich nach meinen Beobachtungen nicht zustimmen. Deshalb soll auf die Nebenhodenentwicklung, obwohl das von mir untersuchte Material infolge seiner schwierigen Beschaffung kein lückenloses Bild bietet, näher eingegangen werden. Vielleicht wäre es möglich, die Entwicklung bei *Bl. vulgaris*, der bekanntlich ein Süßwasserbewohner ist, ausführlicher zu verfolgen, da die Jungen dieser Art keine planktonische Lebensweise zu führen scheinen, ihre Aufzucht im Aquarium also leicht möglich ist.

Die jüngsten Stadien, die ich untersuchen konnte, sind Embryonen von *Bl. sphinx* und *Bl. sanguinolentus*, die kurz vor dem Verlassen des Eies stehen. Die Tiere besitzen bereits die artspezifische Anordnung der Chromatophoren und haben den Dotter fast ganz resorbiert. Aus der Eihülle befreit, schwammen sie bereits lebhaft umher, blieben jedoch in den kleinen Glasschalen nur wenige Stunden am Leben.

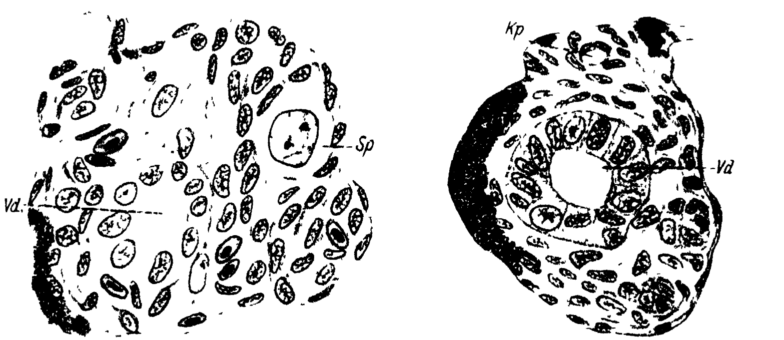
Bei diesen Tieren sind die indifferenten Keimdrüsen bereits auf dem Stadium der Genitalfalte und ragen an einem kurzen Mesometrium in die Leibeshöhle hinein. Im Querschnitt sind meistens eine, mitunter auch zwei Urkeimzellen vorhanden, die in einer schmalen, von Peritonealepithel umgebenen Stromaschicht eingeschlossen sind. Diese Stromaschicht ist zu beiden Seiten der Keimdrüsen gleich stark entwickelt und enthält im Hilus nur Kapillaren. Die Keimdrüsen reichen durchschnittlich vom caudalen Abschnitt der Leber bis zur Mitte des hinteren Darmabschnittes. Sie setzen sich an ihrem Ende noch nicht in einer im Peritonealepithel gelegenen Verdickung fort, welche als die Anlage des Ausführganges angesehen werden könnte.

Ein weiteres Stadium ist ein 1,95 cm langes Männchen von *Petroscirtes bipunctatus*. Die Hoden (Abb. 65a) ragen bei diesem Tiere an einem längeren oder kürzeren Aufhängeband in die Leibeshöhle. Im Querschnitt sind zahlreiche Spermatogonien (*Sp.*) sichtbar, welche in Gruppen liegen, aber noch keine eigentlichen Nester bilden. Sie sind von einer nur aus wenigen Zellen gebildeten follikelartigen Hülle umgeben, welche von dem um sie liegenden Stroma nicht immer deutlich

abgegrenzt werden kann. Das Stroma setzt sich aus Bindegewebs- und indifferenten Zellen zusammen, die von jenen durch ihre mehr runden bzw. breit ovalen Kerne zu unterscheiden sind. Doch ist eine strenge Unterscheidung dieser beiden Zellarten nicht immer möglich, da zwischen ihnen Übergänge vorhanden sind. Auf der Außenseite, in der Nähe des Hilus, liegen im Hoden vereinzelt Kapillaren (*Kp.*), mitunter sogar kleine Gefäße. Bemerkenswert ist ferner, daß auf der Innenseite (*I.*), der späteren Gegend des Nebenhodens, im Gegensatz zu der äußeren, ein größerer Stromakomplex sich befindet, welcher frei von Spermatogonien ist. Er erstreckt sich, stellenweise noch stärker ausgebildet als in der Abbildung, durch den mittleren Teil der Keimdrüsen. Am cranialen Ende



a



b c

Abb. 65. Querschnitt durch die Keimdrüsenanlage und den Samenleiter eines 1,95 cm langen Männchens von *Petroscirtes bipunctatus*. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. a) mittlerer Teil des Hoden, b) caudaler Teil des Hoden. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 ×, Tblg. 152. c) Querschnitt durch den Samenleiter. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10, Tblg. 152. Auf 1/5 verkl. *Kp.* Kapillare, *Sp.* Spermatogonie, *Vd.* Samenleiter, *J.* innere Seite.

ist er nicht zu erkennen. Am caudalen Ende dagegen (Abb. 65b) liegt auf der inneren Seite des Hodens der Samenleiter (*Vd.*), welcher noch mit ihm einen einheitlichen Komplex bildet und sich erst bei der weiteren Entwicklung von ihm trennt. Auf der äußeren Seite finden sich noch Spermatogonien (*Sp.*), meistens eine bis drei im Querschnitt, in einer größeren, stärker durchbluteten Stromamasse. Auf der Innenseite sind dagegen keine Spermatogonien vorhanden. Vielmehr wird der ventrale Teil von dem von einer breiten Bindegewebsschicht umgebenen intra-

testiculären Samenleiter eingenommen, der ein fast vollständig ausdifferenziertes Epithel um ein größeres Lumen besitzt. Auf der inneren dorsalen Seite liegt nur Stromagewebe, welches sich in dem Aufhängeband fortsetzt.

Der freie Abschnitt des Samenleiters (Abb. 65c, *Vd.*), welcher in seinem Lumen eine feingekörnte Plasmamasse enthält, die wahrscheinlich den noch nicht resorbierten, bei der Lumenbildung zurückgebliebenen Plasmarest darstellt, besitzt ein zylinderartiges Epithel, das noch nicht vollständig differenziert ist. Um dieses Epithel liegt ein breiter Bindegewebsring, in welchem noch keine glatten Muskelfasern nachweisbar sind.

Auf diesem Stadium ist ferner im dorsalen Peritonealepithel der Leibeshöhle weiter nach hinten zu eine aus wenigen Zellen bestehende Verdickung vorhanden, die sich bis zum Analpfropf ersteckt und in ihm mit dem Samenleiter verschmilzt. Sie ist wohl als Anlage des Blindschlauches anzusehen, dessen Entwicklung nicht genauer verfolgt werden konnte. Es bleibt also bezüglich seiner Herkunft die Frage offen, ob er sich vom Samenleiterlumen abspaltet oder ein im Peritonealepithel entstehendes Gebilde sui generis ist, welches mit seinem caudalen Ende sekundär in den Harnleiter mündet. Wahrscheinlicht ist wohl der erste Fall verwirklicht, da die Verdickung ziemlich dicht am Samenleiter liegt. Ferner erweckt es stellenweise den Anschein, als ob sie durch eine schwache Verdickung im Peritonealepithel noch mit der Basis des Samenleiters in Verbindung stände.

Ein weiteres Stadium der Hodenentwicklung von *P. bipunctatus* stellt Abb. 66 dar, welche nach einem Schnitt durch die Keimdrüse eines 3,15 cm langen Männchens gezeichnet worden ist. Der Hodenabschnitt (*T.*) liegt dem Nebenhodenteil (*Nh.*) kappenartig auf. Ersterer enthalt nur Spermatogonien, welche in den sich differenzierenden Samenkanälchen in Nestern vereinigt sind. Durch eine breitere lockere Bindegewebszone, die größere, wahrscheinlich durch die Fixierung entstandene Spalten enthält, wird sie von dem Nebenhoden getrennt. In diesem beginnt bereits die Ausbildung der Kanälchen. Die Nebenhodenepithelzellen, welche durch deutliche Zellgrenzen getrennt sind, liegen an der Peripherie der schlauchförmigen, noch mit einem homogenen Plasma gefüllten Stränge, nach deren innerem Teil Zellgrenzen nicht zu erkennen sind. Von dem bereits vollständig differenzierten Samenleiter (*Vd.*) schiebt sich nun das Lumen unter Resorption des Plasmas in die noch kompakten Gänge und bildet so den Nebenhoden.

Die Unterschiede zwischen den Spermatogonien und den das Nebenhodenepithel bildenden Zellen sind auf diesem Stadium so groß, daß

es nicht angängig ist, mit CHAMPY (1921) letztere auf Urkeimzellen zurückzuführen. Diese sind bedeutend größer als jene und besitzen einen breiten, feingekörnten Plasmamantel. Ihre Kerne sind groß, bläschenförmig und enthalten stets in einem feinen Chromatinnetz einen größeren kompakten Nucleolus. Die Kerne der Epithelzellen des Nebenhodens dagegen sind klein und in ihrer Gestalt ersteren nicht ähnlich. Meistens ist auch die Nucleolarmasse in ihnen diffus über das Chromatinnetz verstreut; nur vereinzelt ist in ihrer Mitte ein kleiner, mehr kompakter Nucleolus vorhanden. Aus diesen Unterschieden möchte ich schließen, daß die Epithelzellen der Nebenhodengänge nicht von Sper-

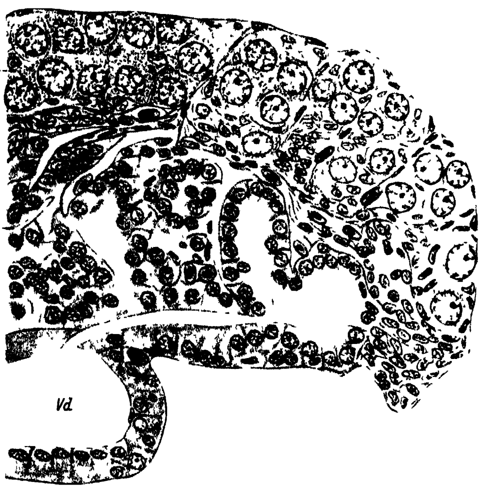


Abb. 66. Querschnitt durch den Hoden eines 3,15 cm langen Männchens von *P. bipunctatus*. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 7, Tblg. 152. Auf $^{5}/_{1}$ verkl. *Nh* Nebenhoden, *T.* Hoden, *Vd* Samenleiter

matogonien abstammen. Vielmehr entstehen sie durch Differenzierung der im Stroma gelegenen indifferenten Zellen. Eine Beteiligung von Bindegewebszellen an dem Aufbau des Epithels ist nicht festzustellen.

Der Samenleiter und die Blindschläuche sind auf diesen Stadien bereits vollständig differenziert. Eine sekretorische Tätigkeit ist an ihrem Epithel noch nicht wahrzunehmen.

Was die Funktion des Nebenhodensekretes anbetrifft, so liegen hierüber nur Untersuchungen von CHAMPY und GLEY (1922) vor. Sie kommen zu folgendem Ergebnis: »La glande testiculaire semble donc avoir pour rôle de sécréter un produit qui assure l'adhérence des oeufs par une réaction sur les filaments de ceux-ci. Lorsqu'on lit la description de l'accouplement des espèces observées, on se rend très bien compte

de la manière dont se produit le phénomene.« Dann fahren diese Autoren fort: »Cette adaptation précise à une mode de ponte défini, s'accompagnant d'une modification structurale profonde des glandes génitales nous paraît extrêmement curieuse en elle-meme. Plus curieux encore semble le fait de la participation des deux sexes et dans chacun d'eux, des éléments de même souche que les gamètes à un phénomène accessoire de la fécondation.«

Diese Folgerungen von CHAMPY und GLEY beruhen meines Erachtens auf einer Voraussetzung, der sowohl aus morphologischen als auch physiologischen Gründen widersprochen werden muß. Zwar besitzen die Eier aller von mir untersuchten *Blennius-*, *Petroscirtes-* und *Salarias-*Arten, ebenso wie diejenigen von *Clinus argentatus* (GUITEL 1893) und *Tripterygium nasus* Anheftungsfäden, mit welchen sie an Algen, Steinen und dergleichen befestigt werden können. Doch fehlen sowohl *Bl.sphinx* als auch mehreren *Salarias*-Arten ein Nebenhoden. Vielmehr ist an seine Stelle bei diesen Tieren ein Fettkörper getreten, in dessen Gewebe keine drüsigen Elemente vorhanden sind. Da besonders die *Salarias*-Arten ihre Eier sehr fest ankleben müssen, weil sie an den Felsen der Brandungszone in Spalten, die der Brandung stets zugänglich sind, befestigt werden und ferner eine Kompensation des fehlenden Nebenhodens, soweit meine Untersuchungen reichen, durch andere Organe nicht eingetreten ist, so wäre schon aus diesen morphologischen Gründen die von CHAMPY und GLEY angenommene Funktion des Nebenhodens abzulehnen. Aber auch eine Nachprüfung der von CHAMPY und GLEY angestellten Versuche führten bei *Bl. pavo* und *Tripterygium nasus* zu demselben Ergebnis. Entnimmt man nämlich einem laichreifen Ovar die Eier und bringt sie in eine kleine Schale mit Seewasser, so kleben sie sofort automatisch an und sind durch einen starken, mittels einer Pipette erzeugten Wasserstrom nicht mehr von der Unterlage zu entfernen. Setzt man dem Seewasser vorher zerquetschte Nebenhodensubstanz zu, so tritt dieselbe Erscheinung ein. Doch haften im Gegensatz zu CHAMPY und GLEY die Eier nicht fester als bei dem ersten Versuch. Zwar konnte der Vergleich nur mit einer Pipette ohne Messung des Druckes festgestellt werden. Doch führte auch das Abspülen mit einem gleichstarken Wasserstrom zu demselben Ergebnis.

Sind also meines Erachtens die Ansichten von CHAMPY und GLEY als nicht zu Recht bestehend anzusehen, so fragt es sich, welches eigentlich die Funktion des Nebenhodens ist. Als Speicher für die Spermatozoen kommt er wegen der Kürze seiner Gänge wohl nicht in Betracht. Auch sind zur Zeit der Brunst, sowohl vor als nach der Befruchtung, in

den Nebenhodengängen nur wenige Spermatozoen vorhanden, die den Eindruck erwecken, als ob sie direkt und in kürzester Zeit durch sie hindurchwandern. Nach der Art der Sekretabgabe der Nebenhodenzellen besteht vielmehr die Möglichkeit, daß die Spermatozoen im Nebenhoden, ähnlich wie bei den Selachiern und Säugetieren (REDENZ und BELONOSCHKIN 1929), durch den Hinzutritt von Sekret eine erhöhte Beweglichkeit und damit eine erhöhte Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse erhalten. Der Nebenhoden übt wahrscheinlich, nach den vorläufigen Versuchen zu schließen, dieselbe Funktion wie die Samenblase der *Gobiiformes* aus.

An der dem Hodenteil entgegengesetzten Seite vereinigen sich sämtliche Nebenhodenkanälchen zu einem einheitlichen Ausführgang, dem Samenleiter, der auch hier, wie bei den anderen *Blennius*-Arten, zunächst als Zwischenstück auftritt. Dieses ist 200—300 μ lang und hebt sich deutlich durch das enge Lumen und das niedrige Epithel von dem eigentlichen Samenleiterabschnitt ab. Die Epithelzellen sind 6—10 μ breit und 15—20 μ hoch und derart mit Fett- und Lipoidkugeln angefüllt, daß auf 7 μ dicken Schnitten vom Plasma und Kern nur sehr wenig zu erkennen ist. Diese Fettropfen sind nach der Peripherie zu in feine Körnchen aufgelöst, die mit dem Sekret in das Samenleiterlumen entleert werden, so daß nach der Brunst in den Zellen nur spärliche Reste von ihnen vorhanden sind. Doch finden sich stets verstreut einzelne Zellen vor, welche ihren gesamten Inhalt nicht abgegeben haben; jedoch konnte das Schicksal dieser Zellen nicht weiter verfolgt werden. Der chromatinarme Kern liegt in den mit Lipoiden und Fett gefüllten Zellen stets basal, um nach Ausstoßen des Sekretes in den peripheren Teil zu rücken.

Der eigentliche Samenleiterabschnitt ist besonders durch hohe und sehr schmale Epithelzellen (Taf. 4, Abb. 13) ausgezeichnet. Er besitzt ein weites Lumen, das von 30—35 μ hohen und nur 3—6 μ breiten Zellen ausgekleidet wird, deren Wände durch den gegenseitigen Druck oft eingebogen sind. Auf den von mir untersuchten Stadien liegt der Kern im mittleren Teil und ist häufig etwas nach der Peripherie oder der Basis verschoben. Er ist rund bis länglich oval, mitunter leicht eingedellt und nimmt die ganze Breite der Zelle ein. Der Nucleolus ist stets in gröbere Brocken zerfallen, welche dem Chromatinnetz aufgelagert sind, so daß dieses ein dickfädiges Maschennetz darstellt. Das Plasma enthält zahlreiche in Reihen angeordnete Prosekretkörner, die sich im mittleren Teil der Zellen mit Azan braun, an der Basis und besonders der Peripherie, wo die Umwandlung zum Sekret bereits voll-

zogen ist, blau färben. An der Peripherie verflüssigen sich diese Körnchen und treten als sich schwach blau färbende Tropfen durch die Zellmembran, um sich an dieser zunächst als große, homogene Sekretblase anzusammeln, die von einer sich dunkler färbenden Membran umhüllt wird. Diese Blasen schnüren sich zum Teil von der Zellwand ab und bleiben vorerst noch in dieser Gestalt im Lumen des Samenleiters erhalten. Spater fließen sie auseinander und umgeben wahrscheinlich als feiner Sekretmantel, der keine Schleimreaktion zeigt, die Spermatozoen. An anderen Zellen dagegen, besonders an solchen, die im mittleren und caudalen Teil des Samenleiters liegen, entleeren sich diese Blasen durch Zerreißen ihres Inhaltes. Die Membran legt sich zusammen, und es kommt zur Bildung von Kappen, die der Zelle aufsitzen und im Schnitt leicht den Anschein erwecken, als ob man es mit zusammengelagerten, fibrillären Büscheln zu tun hätte, wie sie z. B. von Heidenhain und Werner (1924) für die Pars secretoria des Epithels des menschlichen Corpus epididymis ausführlich beschrieben worden sind. Doch zeigt die Entwicklung der letzteren, daß sie mit ihnen nicht verglichen werden können. Bemerkenswert ist ferner, daß auch die Epithelzellen des eigentlichen Samenleiterabschnittes zahlreiche Fett- und Lipoidtropfen enthalten. Im basalen und mittleren Teil der Zelle bilden sie große Ballen, deren Lage nach Fixierung mit Susa nicht einwandfrei zu erkennen ist. Nach der Peripherie zu lösen sie sich in feine Tropfen auf, die mit dem Sekret an das Lumen abgegeben werden, in welchem sie dann nicht mehr nachweisbar sind.

Auf die Basalmembran, die mitunter in das Epithel leicht vorgewölbt ist, ohne daß sich an solchen Stellen Kapillaren zu befinden brauchen, folgt die 20–25 μ breite, bindegewebige Wandung. An ihr sind deutlich zwei Schichten zu unterscheiden. Eine innere Schicht (*iSch.*), die aus stark aufgelockerten Bindegewebsfasern besteht, welche schräg zum Epithel angeordnet sind. Zwischen ihnen liegen glatte Muskelfasern, kleinere Gefäße, die sich in Kapillaren aufspalten, und Nervenfasern. Vereinzelt sind auch elastische Fasern nachweisbar. Die äußere, von dem Peritonealepithel begrenzte Schicht (*äSch.*) setzt sich aus dicht nebeneinandergelagerten, ringförmig angeordneten Fasern zusammen, zwischen welchen ebenfalls einzelne glatte Muskelzellen vorkommen. Obwohl sie hier zahlreicher als in der inneren Schicht sind, kommt es doch niemals zur Ausbildung einer einheitlichen Ringmuskelschicht. Größere Gefäße sind in dieser Zone nur sehr wenige vorhanden, wie auch Nervenfasern mit den von mir angewandten Methoden nicht sicher nachweisbar waren.

Der Endabschnitt dagegen weist hinter der Vereinigungsstelle der beiden Samenleiter ein niedriges Epithel auf. Seine Zellen sind höchstens 20–30 μ hoch und 4–6 μ breit und durch Vorwölbung der sie umgebenden Bindegewebsschichten in Falten gelegt. Die Kerne sind rund bis länglich oval und liegen an der Basis der Zellen, die ein feingekörntes Plasma enthalten. Diese Körnchen färben sich mit Azan in dem mittleren und basalen Teil der Zelle braun; nach der Peripherie zu dagegen blau, wohl ein Zeichen, daß dieser Abschnitt ebenfalls sekretorisch tätig ist, obwohl der Austritt des Sekretes nicht einwandfrei festgestellt werden konnte. Zwar deuten kleine Sekretmassen, welche der freien Zellwand anliegen, auf einen solchen Vorgang hin; doch bestände ebenfalls die Möglichkeit, daß dieses Sekret aus dem eigentlichen Samenleiterabschnitt stammen könnte.

Dieser Abschnitt geht allmählich, ohne feste Grenze, in den ectodermalen über, der einen Sinus urogenitalis darstellt, da der Harnleiter bereits vor diesem Teil in den Endabschnitt mündet. Der ectodermale Abschnitt ist stark gefaltet und besteht aus einem mehrschichtigen Epithel, in welchem Eiweiß- und Schleimzellen nicht vorhanden sind.

Hinter der Vereinigungsstelle der beiden Samenleiter münden noch die Blindschläuche ein, die bei *Bl. pavo* im Vergleich zu den anderen von mir untersuchten *Blennius*-Arten am mächtigsten entwickelt sind. Es sind 0,5–0,8 mm dicke Schläuche, die etwa bis zur Hodenmitte reichen und zur Brunstzeit ein milchglasartiges Aussehen haben. In ihr Lumen ragen hohe Zotten hinein, welche mehrfach verästelt sind und von denen eine in Abb. 11a, Taf. 3 wiedergegeben ist. Von der schmalen Bindegewebswand, in welcher nur kurze, glatte Muskelfasern liegen, die nicht miteinander in Verbindung stehen, gehen dünne Bindegewebszüge in die Zotten. An ihrer Basis verläuft ein kleines Gefäß, das sich distalwärts in Kapillaren aufspaltet, welche in die Endäste eindringen. Diesen Bindegewebszügen sitzt ein kubisches bis zylinderförmiges Epithel auf, welches einen im Verhältnis zur Zelle großen, runden Kern besitzt, der in zylindrischen Zellen länglich ausgezogen ist. Er enthält zahlreiche kleine Nucleolarbrocken, die mitunter vollständig zerstäubt sein können. Im Plasma liegen dicht nebeneinander zahlreiche kleine Körner, die sich mit Azan teils braun, teils blau — letzteres besonders an der Peripherie — färben. Doch habe ich zur Brunstzeit niemals eine Verflüssigung und ein Austreten derselben aus der Zelle beobachten können, wie überhaupt Sekret während dieser Zeit im Lumen der Blindschläuche nicht festzustellen ist. In der Zelle sind ferner feine Fett- und Lipoidtropfen vorhanden, welche zuweilen dicht um den Kern gelagert sind.

Caudalwärts werden die Zotten immer niedriger und gehen schließlich kurz vor der Mündung in den Samenleiterabschnitt in ein mäßig hohes, zylindrisches Epithel über (Taf. 3, Abb. 14b). Der Übergang in diesen Endabschnitt geschieht ganz plötzlich. Die Zotten werden durch ein an ihrer Basis ansetzendes hohes Epithel abgelöst, das keine Übergangszellen zu dem Epithel der Zotten enthält. Die Zellen des Endabschnittes sind 20—25 μ hoch und 10 μ breit. Nur an der peripheren Seite sind Zellgrenzen deutlich zu erkennen. Die basal oder zentral gelegenen Kerne sind rund bis oval, mitunter leicht ausgebuchtet und enthalten die Nucleolarsubstanz als kleine unregelmäßige Brocken, welche vereinzelt zentral ungleichmäßig zusammengeballt sein können. Das Plasma enthält feine Körner, die sich im basalen und mittleren Teil mit Azan braun, im peripheren blau färben und hier, besonders am Rande, zusammenfließen. Wahrscheinlich treten sie als flüssige Masse durch die Zellwand in das Lumen, worauf die schmale, der freien Zellwand anliegende Sekretschicht hinweist.

Über die Bedeutung dieser Blindschläuche bei den von mir untersuchten *Blennius*-Arten kann nichts Näheres ausgesagt werden. Da keine Spermatozoen und auch kein Sekret in ihnen beobachtet wurde — auch der Austritt von Lipoidtropfen konnte nicht festgestellt werden —, so können sie nicht als Samenspeicher dienen.

Die männlichen Harn- und Geschlechtsorgane münden mit einem Sinus urogenitalis auf der Spitze einer kleinen, kegelförmigen Papille. Die Epidermis derselben weist dieselbe Dicke wie diejenige des Rumpfes auf und enthält neben den gewöhnlichen Epidermiszellen noch Schleim- und Eiweißzellen, zwischen welchen einzelne Sinnesknospen liegen. Doch sind sie ebenso spärlich wie in der Rumpfregion vorhanden, so daß von einem besonders ausgebildeten Reizsystem an der Urogenitalpapille nicht gesprochen werden kann. Zwischen den Ausführgängen und den mäßig entwickelten Coriumlamellen liegt ein breiter Streifen lockeren Bindegewebes, welches mit einzelnen elastischen Fasern gemischt ist. Der Ringmuskel ist sehr schwach entwickelt. Er setzt sich aus wenigen Muskelfibrillen zusammen, die locker nebeneinander liegen und keinen einheitlichen Ring bilden, da zwischen den Enden benachbarter Muskelfasern schmale Bindegewebszonen eingeschaltet sind. Dieser Muskulatur liegt peripher die Bindegewebsmasse der Urogenitalpapille an, die eine Fortsetzung derjenigen des Analpfropfes darstellt und nur durch eine schmale, aus lockeren Fasern sich zusammensetzende Zone von dem Corium getrennt ist. In ihr liegen auch die Chromatophoren, welche Fortsätze bis an die Coriumlamellen senden. Die Uro-

genitalpapille wird von kleinen Gefäßen durchzogen, die von der Arteria renalis — einzelne Äste auch von der Arteria caudalis — stammen und zu den entsprechenden Venen führen. Venöse Hohlräume, die mit Gefäßen in Verbindung stehen und durch deren Füllung eine Erection der Papille erzielt werden könnte, sind nicht vorhanden, was wohl in Zusammenhang mit der äußeren Befruchtung zu bringen ist.

Ein weiteres auffallendes artspezifisches Geschlechtsmerkmal im Bereich der Urogenitalgegend ist bei den männlichen Tieren in den stark gefalteten Hautverdickungen vorhanden (Abb. 67, *Pa.*), welche sowohl am ersten als auch am zweiten Analflossenstachel auftreten. Die beweglichen Strahlen (A_3) besitzen diese Verdickungen nicht. Diese Anhänge sind nach dem Grad der Durchblutung bläulich bis rötlich gefärbt und stellen eine Verdickung der Haut dar, welche sich in tiefe Falten gelegt hat, die fast alle radiär zum Basismittelpunkt gerichtet sind. An ihrem distalen Rande sind sie häufig leicht eingebuchtet. Sie erstrecken sich über den vorderen Teil *des Strahles und lassen seine Spitze und die hintere Seite, welche mit dem nach*sten Strahl durch eine schmale Hautfalte verbunden ist, unbedeckt. Während dieser Faltenkomplex den ersten Stachel halbkreisförmig umgibt, besitzt er am zweiten eine langgestreckte, V-förmige Gestalt, deren Schenkel distalwärts stark verbreitert sein können.

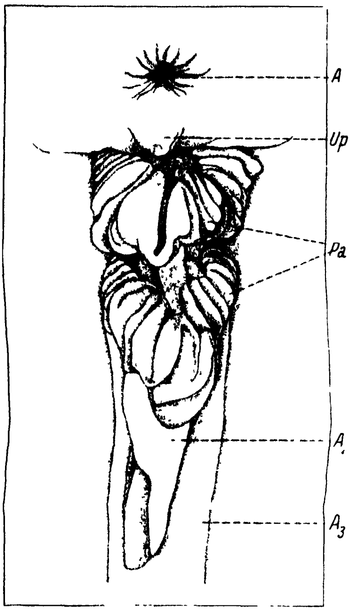


Abb. 67. Analfeld eines Männchens von *B. pavo*. Vergr. 9,3 ×. Wie Abb. 64 *Pa.* Die den ersten und zweiten Analflossenstachel umhüllenden Hautpapillen

Guitel (1893), welcher die äußere Form der Genitalanhänge bei zahlreichen *Blennius*-Arten untersucht hat, gibt an, daß der Faltenkomplex des zweiten stacheligen Strahles bedeutend kleiner sein soll als derjenige des ersten, was ich jedoch bei den Männchen im Hochzeitskleid nicht beobachten konnte. Zwar sind häufig zwischen den beiden Faltenkomplexen Größenunterschiede vorhanden. Doch kann sowohl der erste als auch der zweite größer sein, und ferner sind die Unterschiede so schwankend, daß allgemein geltende Angaben nicht gemacht werden können. Außerdem scheint Guitel nur junge Tiere

oder solche außerhalb der Brunstzeit untersucht zu haben, da ich niemals bei brünstigen Tieren eine so geringe Entwicklung der Drüsenkomplexe habe beobachten können, wie er sie abgebildet hat. Dagegen stimmen meine Befunde teilweise mit denjenigen von FACCIOLÀ (1883) überein, wenn auch seine Abbildung sehr ungenau ist und ein »terzo piccolo rigonfiamento« an dem Rande der zwischen dem zweiten und dritten Strahl befindlichen Hautfalte von mir nie beobachtet werden konnte. CANESTRINI (1862) erwähnt diese Hautfalten nicht; CUVIER und VALENCIENNES (1837) geben von ihr folgende Beschreibung: »Le petit tube charnu est suivi d'une sorte de tubercule en forme de fraise, résultant d'une plicature de la peau; une seconde fraise, semblable à celle-ci, existe derrière l'orifice de la vessie urinaire.«

Wie aus dieser kurzen Literaturzusammenstellung ersichtlich ist, ist die Form der Hautkomplexe bei *Bl. pavo* mehrere Male beschrieben worden. Dagegen liegen meines Wissens noch keine histologischen Untersuchungen dieses Organs vor.

Im Querschnitt durch den Hautkomplex bietet sich folgendes Bild dar. Der median gelegene Flossenstrahl wird von einer breiten Bindegewebszone umgeben, die noch große Ähnlichkeit mit retikulärem Gallertgewebe besitzt. Nach dem Rande zu wird diese Zone kompakter und setzt sich hier aus lockerem Bindegewebe zusammen, in welchem vereinzelt elastische Fasern eingebettet sind. Diese zentrale Schicht wird von kleinen Gefäßen und von Kapillaren durchsetzt. Cavernöse Hohlräume, die mit diesen in Verbindung stehen, sind nicht vorhanden. Dagegen treten besonders im peripheren Teil vereinzelt kleinere lymphatische Hohlräume auf. Das Vorhandensein einzelner Erythrocyten in ihren basalen Teilen macht es wahrscheinlich, daß sie mit Kapillaren in Verbindung stehen. Ein Zusammenhang mit größeren Gefäßen ist nicht vorhanden. Diese zentrale Schicht wird noch von feinen Nerven durchzogen. Muskelfasern sind in ihr auch mit Azanfärbung nicht nachweisbar. An der Peripherie befinden sich Chromatophoren, die Fortsätze bis an die Coriumlamelle senden, unter welcher sich zwischen den Bindegewebsfasern einzelne glatte Muskelzellen befinden.

Die Epidermis erreicht das 1,5—2fache der Dicke derjenigen der Bauchseite, in welche sie allmählich übergeht. Während sie an der Basis der Strahlen im Vergleich zu derjenigen der Rumpfhaut keine Veränderungen aufweist — die Anordnung und Zahl der Schleim- und Eiweißzellen ist dieselbe —, treten im Bereich der faltenartigen Bildungen besondere Drüsenzellen auf. Diese sind, wie es Abb. 15, Taf. 2 zeigt, zu kleinen Komplexen zusammengelagert, die in einer grubenartigen Ver-

tiefung nach außen münden. Sie setzen sich aus 40—50 μ langen und 8—10 μ breiten Zellen zusammen, welche der Basalmembran teilweise aufsitzen und an ihrem distalen Ende etwas schmäler werden. An der Basalmembran liegen noch zwischen ihnen die Basalzellen, kleine, meistens dreieckige bis ovale Zellen, die einen verhältnismäßig großen runden bis länglich ovalen Kern aufweisen. Er ist mitunter leicht gelappt und besitzt einen größeren Nucleolus, welcher in kleinere, über das Chromatinnetz zerstreute Brocken zerfallen sein kann. Der schmale Plasmasaum enthält feine, mit Azan braun und mit Eisenhämatoxylin sich dunkel färbende Körner, zwischen welchen auch nach Fixierung mit FLEMMINGscher Flüssigkeit keine Fettropfen oder durch Herauslösen derselben entstandene Vakuolen festgestellt werden konnten. Ebensowenig findet eine Verflüssigung der Körnchen oder Übertritt derselben in die Drüsenzellen statt. Deshalb ist es wohl anzunehmen, daß diese Basalzellen nur als Ersatz für die zugrunde gegangenen Drüsenzellen dienen. Sie liegen häufig dicht in einer Reihe nebeneinander, so daß es den Anschein erwecken könnte, als ob im Bereich der Drüsenkomplexe ein zweischichtiges Epithel vorläge. Da aber die Drüsenzellen doch mit dem größeren Teil der Basis stets der Basalmembran aufsitzen, so ist es wohl angängig, nur von einem zweireihigen Epithel zu sprechen, wenn auch hiergegen wieder eingewandt werden könnte, daß einige Zellen des Drüsenkomplexes auf einem Querschnitt vollständig der Basalmembran aufliegen.

Die Drüsenzellen enthalten stets in der unteren Hälfte einen großen Kern, der einen Durchmesser von 6—8 μ besitzt und leichte Eindellungen aufweist. Der große Nucleolus liegt in ihm meistens zentral in einem dichten Chromatinnetz. Mitunter aber ist er nach der Peripherie verschoben, oder es haben sich kleinere Teile von ihm abgeschnürt und sind an die Peripherie gewandert, an der sie eine Verdickung der Kernmembran erzeugen. Unterhalb des Kernes enthält das Plasma feine, in dichten Reihen angeordnete Prosekretkörner, die sich mit Azan braun, mit Eisenhämatoxylin dagegen dunkel färben. Oberhalb des Kernes zeigen sie dieses färberische Verhalten nur noch in einer schmalen, den Zellwänden anliegenden Zone, die peripheriewärts bis etwa ein Drittel unter der freien Zellwand reicht. Der mittlere und periphere Teil färben sich dagegen mit Azan blau und sind schwach fuchsinophil. In ihnen fließen die Körnchen teilweise zusammen und liegen dann als dichte Masse in der peripheren Zone. Das Sekret tritt in feinen Tropfen durch die Zellmembran und vereinigt sich in der grubenförmigen Einsenkung zu einer dichten Masse, die sich auch an den Wänden derselben ausbreitet.

Es zeigt keine Schleimreaktion (mit Mucikarmin), so daß es trotz der Blaufärbung mit Azan nicht als Schleim anzusprechen ist.

Dieser Drüsenkomplex wird von einem Mantel gewöhnlicher Epidermiszellen umgeben, welche auch den distalen Teil der grubenartigen Einsenkung bilden. Ihr Cuticularsaum ist gewöhnlich mit einer dünnen, von den Drüsenzellen herrührenden Sekretschicht überzogen.

Ähnliche Anhänge an dem ersten und zweiten Analflossenstachel besitzen auch *Bl. tentacularis*, *Bl. zvonimiri*, *Bl. gattorugine* und *B. sanguinolentus*. Auch bei *Bl. vulgaris* (Kner 1855) und bei *Bl. palmicornis* (Guitel 1893) sind sie vorhanden. Da mir aber letztere Arten nicht zur Verfügung standen, so fehlt noch bei ihnen ihr feinerer Bau festzustellen.

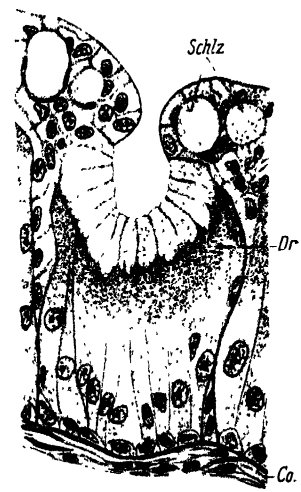


Abb. 68. Querschnitt durch die Hautpapille des ersten Analflossenstachels eines Männchens von *B. sphinx*. Kik, 26. V 1929. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin Vergr. Zeiss Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Ok. 7×, Tblg. 152. Auf 4/5 verkl. *Co.* Corium, *Dr.* Drüsen, *Schlz.* Schleimzellen.

Ebenso sind die keulenartigen Verdickungen der beiden Analflossenstachel von *Bl. sphinx* sowohl ihrem Bau als auch ihrer Funktion nach hierher zu zählen. Bereits bei stärkerer Lupenvergrößerung sieht man auf den keulenförmigen Verdickungen feine Poren, welche die Mündungen der Drüsenkomplexe darstellen, wie es Abb. 68 zeigt. Die Drüsen (*Dr.*) sind ähnlich wie diejenigen von *Bl. pavo* gebaut, und ihr Sekret gibt auch die gleichen Farbreaktionen. Da bei den von mir untersuchten Tieren das Sekret bereits größtenteils ausgestoßen war, so ist an Stelle der peripheren Sekretzone eine Region vorhanden, die ein feines Netzwerk von Prosekretkörnern besitzt, welche zugleich die Wandungen der leeren Sekretvakuolen darstellen. Zwischen die einzelnen Drüsenkomplexe schieben sich gleichfalls Säulen gewöhnlicher Epidermiszellen, welche sehr schmal sind und nur aus einer einzigen Zellage bestehen. Am Rande der Haut ist die Schicht der Epidermiszellen breiter, wodurch die Drüsen versenkt sind und durch seitliches Hineindrängen der epidermalen Zellen in das Lumen ihrer Mündung einen flaschenförmigen Ausführgang erhalten. Die Epidermis besitzt ferner einzellige Schleimdrüsen (*Schlz.*), die dicht nebeneinander liegen und denselben Bau wie in der Bauchhaut aufweisen. Dagegen fehlen Eiweißzellen. Diese treten erst an der Basis der keulenförmigen Verdickung in der Übergangszone zur Bauchhaut auf.

Zieht man die Funktion dieser Drüsen in Betracht, so ergibt sich zunächst die Frage, ob ähnliche Gebilde auch bei anderen Teleosteern vorhanden und wieweit sie ihrer Funktion nach bekannt sind. Nun besitzen die Siluroiden, und zwar die Arten der Unterfamilien *Paraplotosus*, *Plotosus*, *Cnidoglanus* und *Oloplotosus* (WEBER und DE BEAUFORT 1913), hinter der Urogenitalpapille ein dendritisches Organ, das nach den Untersuchungen von BROCK (1887), HIROTA (1895) und EGGERT (1929) besonders bezüglich der Epidermis einen ähnlichen Bau aufweist wie die Hautfaltenkomplexe an den Analfossenstacheln bei *Bl. pavo.* Doch sind bei ersteren diese Organe bei beiden Geschlechtern vorhanden. Sie stehen nicht in Verbindung mit den Analflossenstrahlen, und ihre Funktion ist noch nicht einwandfrei festgestellt. Man ist also nur auf Beobachtungen bei den *Blennius*-Arten angewiesen. Nun halten sich aber die Männchen der Arten, welche diese Falten besitzen, hauptsächlich in Steinhöhlen und Spalten auf, welche von den Weibchen nur zwecks Eiablage aufgesucht werden. Hieraus möchte ich schließen, daß diese Drüsen als Anlockungsorgane für das weibliche Geschlecht dienen, ähnlich wie z. B. die Duftschuppen der Schmetterlinge. Das Sekret müßte also durch Geschmacksknospen von den Weibchen wahrgenommen werden und diese, falls sie laichreif sind, zu den Spalten hinziehen, in welchen sich die Männchen aufhalten.

Nach dieser zunächst noch als Arbeitshypothese geltenden Annahme müßten also diejenigen Männchen, welche versteckt in Steinspalten und dergleichen leben, diese Drüsenkomplexe besitzen. Zunächst schien diese Annahme für *Bl. dalmatinus* und *Bl. adriaticus* nicht zuzutreffen, da diese Tiere sich ebenfalls meistens in Steinspalten aufhalten und dennoch keine derartigen Drüsenkomplexe an den Analflossenstacheln zeigen. Bei weiteren Untersuchungen stellte es sich jedoch heraus, daß die gegliederten Strahlen der Rückenflosse ebenfalls keulenartige Verdickungen aufweisen, in welchen Drüsen liegen, die mit ihnen morphologisch und wohl auch physiologisch verglichen werden können. Diese Verdickungen an den dorsalen Strahlen finden sich bereits bei *Bl. sphinx* vor, bei welcher Art die Drüsenkomplexe an den beiden ersten Analflossenstacheln ebenfalls vorhanden sind.

Da die Drüsenpakete an den Rückenflossenstrahlen dieser drei von mir untersuchten *Blennius*-Arten denselben Bau zeigen, so sollen nur diejenigen von *Bl. adriaticus* besprochen werden.

Die Epidermis (Abb. 69) besteht aus einer Schicht dicht nebeneinander liegender, zylindrischer Drüsenzellen, die bis 50 μ hoch und 4 bis 8 μ breit sind. An ihrem proximalen Ende befinden sich die Basalzellen

(*Baz.*), welche mitunter in kleinen Streifen angeordnet sein können. Doch geht jede Drüsenzelle mit ihrer Basis bis an die Basalmembran, so daß hier ebenfalls nur ein stellenweise zweireihiges Epithel vorliegt. Jede Drüsenzelle mündet für sich mit einem schmalen Ausführgang (*Po.*), der zwischen den Epidermiszellen liegt, welche eine Art einreihige Deckschicht über den Drüsenzellen bildet. So erweckt es im Querschnitt den Eindruck, als ob die Epidermiszellen nicht miteinander in Verbindung ständen, sondern durch feine Poren getrennt wären. Diese Deckschicht gewöhnlicher Epidermiszellen steht durch eine einreihige Säule von Deckzellen (*Dez.*), welche sich zwischen die Kanten benachbarter Drüsenzellen schiebt, mit dem Stratum germinativum in Verbindung. Die Drüsenzellen weisen denselben Bau auf wie die Zellen der Drüsenkomplexe in den gefalteten Hautverdickungen von *Bl. pavo*. Nur sind die Kerne, da die Zellen sich bei maximaler Füllung mit Sekret stark gegeneinander pressen, meistens länglich oval mit leichten Eindellungen. Vereinzelt kommen auch zweikernige Zellen vor, die durch amitotische Teilung entstanden sind. Die beiden Kerne liegen dann dicht nebeneinander und der eine von ihnen fällt wahrscheinlich der Degeneration anheim, da er mitunter ein pyknotisches Aussehen hat. Der innere, bindegewebige Teil der keulenartigen Verdickungen weist im Vergleich zu denjenigen der beiden ersten Analflossenstacheln keine Unterschiede auf.

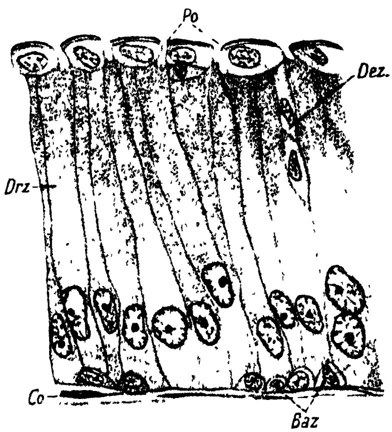


Abb 69 Querschnitt durch die keulenartige Verdickung der beweglichen Ruckenflossenstrahlen eines Männchens von *B. adriaticus* Kik, 21 V 1929. Susa, Eisenhamatoxylin-Saurefuchsin. Vergr Zeiss Obj Ölimm. 2 mm, Komp Oc. 10×, Tblg. 152 Aut ½, verkl. *Co* Corium, *Dez.* Deckzellen, *Drz* Drusenzellen, *Po.* Mündung der Drusenzellen, *Baz* Basalzellen.

Über die Entwicklung dieser Anhänge und Verdickungen der Strahlen konnten keine Untersuchungen angestellt werden, da sie sich wahrscheinlich erst während der Geschlechtsreife auszubilden scheinen. Doch konnte ich eine genauere Zeitangabe nicht erbringen. So zeigt z. B. ein Männchen von *Bl. pavo*, das 7,2 cm lang ist, voll entwickelte Hoden und Ausführgänge. Letztere sind mit Spermatozoen vollgepfropft, und in den Samenkanälchen befinden sich ebenfalls Haufen normaler Spermatozoen, die von Spermatogoniencysten und vereinzelten Spermatocyten, welche die Wandung der Samenkanälchen

vollständig bedecken, umgeben sind. Dieses Tier hatte wohl schon ein oder mehrere Male ein Eigelege befruchtet. Doch ist eine völlige Entleerung der Spermatozoen noch nicht erfolgt. Trotzdem ist von den faltenartigen Hautverdickungen der beiden Analflossenstacheln keine Spur festzustellen. Zwar ist ihre Epidermis stark verdickt; aber sie enthält nur wenige Schleimzellen und an der Basis einige Eiweißzellen. Von Drüsenzellen oder Entwicklungsstadien derselben ist nichts wahrzunehmen. Auch ein 3,2 cm langes Männchen von *Bl. sphinx* — die von mir untersuchten erwachsenen Männchen waren 3,6—4 cm lang — zeigen an den Flossenstrahlen keine Hautverdickungen. Doch macht bei diesem Tier der Hoden, obwohl in den Samenkanälchen bereits freie Spermatozoen vorhanden sind, durch das Fehlen des Fettkörpers und durch die Entwicklung der Samenkanälchen einen jugendlichen Eindruck. Eine ähnliche Erscheinung ist auch bei einem anderen Männchen von *Bl. pavo* wahrzunehmen, das 6,5 cm lang ist. Nach dem Bau der Hoden zu schließen, ist dieses Tier soeben geschlechtsreif geworden. In den Samenkanälchen liegen zahlreiche Spermatozoen, welche den cranialen Abschnitt des Samenleiters vollständig ausfüllen. Bei diesem Tier, das keine Anzeichen für die Ausbildung der drüsenartigen Hautfalten erkennen läßt, ist ferner die geringe Entwicklung des Nebenhodens auffällig. Nur im caudalen Abschnitt ist ein schmaler Nebenhoden vorhanden, der aus zwei bis drei Zellschichten besteht. Doch ist sein Epithel vollständig ausgebildet und wie bei den anderen normalen Tieren mit zahlreichen Fettropfen gefüllt. Bei diesem Tier könnte man zu der Annahme gelangen, wie Stieve für den Nebenhoden des Hasen und Alverdes (1926) für denjenigen von *Lacerta agilis*, daß die Entwicklung des Nebenhodens nicht durch hormonalen Reiz veranlaßt sein kann, sondern daß vielmehr die in den Nebenhoden tretenden Spermien den Anreiz zur Sekretion und zur vollen Ausbildung des Organs geben. Doch ist es vorläufig nicht möglich, diese Annahme ohne weitere Untersuchungen zu verallgemeinern.

Auch der Weg, bei *Bl. pavo* durch Regenerationsversuche die Entwicklung der Drüsen der faltigen Hautverdickungen zu ermitteln, führte zu keinem Erfolge. Trotz starker Blutung bei vollständiger Entfernung der Drüsenkomplexe bzw. der beiden Analflossenstacheln überstanden die Tiere die während der Brunstzeit ausgeführte Operation sehr gut. Bereits nach 3—4 Tagen ist eine neue Epidermislage gebildet; doch treten zunächst noch keine Schleim- und Eiweißzellen auf. Diese sind erst am 7.—8. Tage entwickelt. Mit ihrer Ausbildung ist nun der Regenerationsprozeß beendet. Die Drüsenkomplexe werden nicht wieder

neu gebildet. Auch bei einem Tier, das 18 Monate in der Gefangenschaft beobachtet wurde, konnte irgendeine Spur der Regeneration der faltenartigen Verdickungen nicht festgestellt werden, trotzdem es während der Brunstperiode ein normales Hochzeitskleid angelegt hatte.

Am weiblichen Geschlechtsapparat sind im Vergleich zu *Tripterygium nasus* keine Veränderungen eingetreten, so daß die für diese Art gemachten Angaben auch für *Bl. pavo* gelten. Dagegen weist das äußere Urogenitalfeld eine von demjenigen der anderen *Blennius*-Arten abweichende Gestalt auf.

Die gedrungene, stumpf kegelförmige, mitunter sogar halbkugelförmige Urogenitalpapille, an deren Spitze auf der inneren Seite die spaltförmige Mündung des Ei- und Harnleiters liegt, befindet sich an der Basis des ersten Analflossenstachels. Dieser ist sehr kurz und ragt nur als kleine Spitze aus dem Urogenitalfeld hervor. Auf beiden Seiten der Urogenitalpapille liegt eine flache Grube, die häufig dunkel pigmentiert ist und von zwei Hautwülsten begrenzt wird, welche dicht hinter der Afteröffnung beginnen und im flachen Bogen zu den beiden Analflossenstacheln hinziehen. Während sie den ersten Stachel nur wallartig umgeben und hinter ihm eine tiefe Furche bilden, verschmelzen sie an der Basis des zweiten und erstrecken sich in Gestalt eines gleichschenkeligen Dreiecks mit ziemlich breiter Basis bis an seine Spitze, welche sie vollständig einhüllen. Da Guitel (1893) eine auch mit der Urogenitalpapille der von mir untersuchten Tieren gut übereinstimmende Abbildung bringt, so kann auf eine erneute Wiedergabe derselben verzichtet werden.

Diese wulstartigen Verdickungen des Urogenitalfeldes kommen durch eine besonders starke Entwicklung des Bindegewebes zustande, in welchem sich an dieser Stelle kleinere lymphatische Hohlräume befinden. Doch stehen diese nicht mit Blutgefäßen in Verbindung, so daß es nicht angängig ist, von einem Schwellgewebe zu sprechen. Stellenweise sind auch in dem Bindegewebe Vakuolen enthalten, die durch Herauslösen von Fett entstanden sind. Eine Verdickung der Epidermis, welche im Vergleich zu derjenigen der übrigen Haut nur sehr wenige Schleim- und Eiweißzellen aufweist, findet nicht statt. Erst an der Basis der beiden Flossenstacheln wird die Epidermis um das 1,5—2fache dicker, wobei das Bindegewebspolster an Umfang beträchtlich abnimmt. In dieser Region enthält die Epidermis auch zahlreiche Sinnesknospen, die denselben Bau besitzen, wie diejenigen in der Epidermis der Urogenitalpapille der *Periophthalmus*-Arten. Dafür fehlen aber an dieser Stelle Schleim- und Eiweißzellen vollständig.

Denselben Bau zeigt auch die Epidermis der ventralen Seite der Urogenitalpapille, die jedoch nicht wesentlich verdickt ist. Das innere, den caudalen Teil des Sinus urogenitalis auskleidende epidermale Epithel besitzt diese Sinnesknospen nicht. Ihm fehlen auch Schleim- und Eiweißzellen, so daß es nur aus gewöhnlichen Deckzellen aufgebaut wird. Die zwischen der Coriumlage des Ei-Harnleiterepithels und derjenigen der Epidermis befindliche Schicht setzt sich im caudalen Teil, d. h. im Bereich des ectodermalen Abschnittes, nur aus lockerem Bindegewebe zusammen, das mit spärlichen elastischen Fasern gemischt ist. Muskelfasern fehlen hier vollständig. Erst kurz hinter der Vereinigungsstelle des Eileiters mit dem Harnleiter treten sie als eine dünne, nur aus wenigen Fasern bestehende Schicht auf, welche zunächst in einen dorsalen und ventralen Teil getrennt ist, um weiter cranialwärts einen Ringmuskel zu bilden, der am stärksten im Analpfropf entwickelt ist. Die Urogenitalpapille wird ferner von zahlreichen Gefäßen durchzogen, die im vorderen Teil von der Arteria renalis, im hinteren von der Arteria caudalis stammen. Sie sammeln sich im caudalen, nur aus Bindegewebe bestehenden Abschnitt unter der breiten Coriumlamelle und bilden hier, ähnlich wie in der weiblichen Urogenitalpapille von *Periophthalmus chrysospilos*, eine breite, gefäßreiche Schicht, in welcher vereinzelte Lakunen liegen, die mit ihnen in Verbindung stehen.

Neben diesem Unterschied des Urogenitalfeldes zeichnet sich das Männchen noch durch den Besitz eines helmartigen Hautwulstes auf dem Kopfe und durch die Ausbildung eines Hochzeitskleides aus, worauf aber im Zusammenhang mit der Biologie dieser Tiere an anderer Stelle näher eingegangen werden soll.

13. Petroscirtes punctatus Cuv. u. Val.

Die Geschlechtsorgane des in der Ebbezone lebenden *Petroscirtes punctatus* stimmen in ihrem äußeren Bau mit denjenigen der *Blennius*-Arten aus der Adria vollkommen überein. Die Hoden (Abb. 70, *T.*) sind länglich oval, am Rande häufig gelappt und verhältnismäßig klein. Sie sind stets bedeutend kürzer als die Samenleiter und erreichen mitunter sogar nur die Hälfte ihrer Länge. Auf der Innenseite liegt ihnen der kleine Nebenhoden auf, der sich äußerlich nicht immer deutlich von ihnen abhebt. Von ihm geht der lange, schlauchartige Samenleiter (*Vd.*) aus, welcher sich im cranialen Teil der Urogenitalpapille mit demjenigen der anderen Seite zu einem unpaaren Gang vereinigt. Vor dieser Vereinigungsstelle, in der cranialen Region des Analpfropfes, münden in die Samenleiter auf der äußeren Seite die langen Blind-

schläuche (*Bld.*). In dem hinteren Teil der Papille tritt noch in den unpaaren Samenleiter der Harnleiter, so daß die Ausführgänge des Urogenitalapparates in einem verhältnismäßig großen und tiefen Sinus urogenitalis münden, der an der Spitze der Urogenitalpapille auf der ventralen Seite liegt.

Bezüglich des feineren Baus der Geschlechtsorgane ist zunächst vorauszuschicken, daß, ähnlich wie bei *Periophthalmus chrysospilos*, ein streng jahreszyklischer Ablauf der Spermatogenese nach dem mir zur Verfügung stehenden Material zu schließen, nicht vorhanden zu sein scheint. Denn unter den Tieren, die zu derselben Zeit gefangen wurden, sind sowohl solche vorhanden, deren Hoden prall mit Spermatozoen gefüllt sind, als auch solche, bei denen die Spermatogenese noch im Gang ist. So ist es in diesem Falle möglich, teilweise die Beziehungen zwischen Nebenhoden und Samenleiter einerseits und dem Hoden andererseits zu verfolgen.

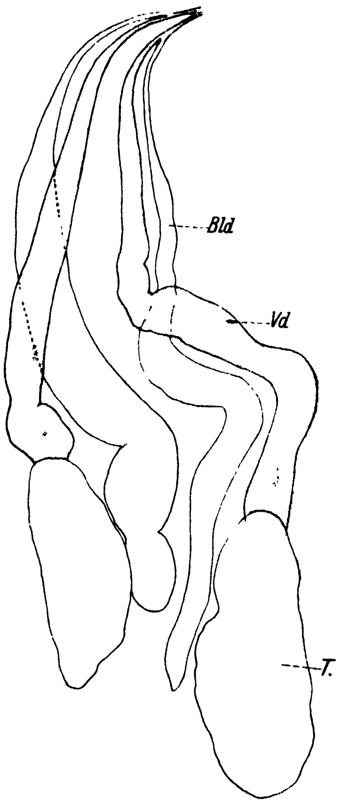


Abb. 70. Männliche Geschlechtsorgane von *Petroscirtes punctatus*. Vergr. 11,3×. Wie Abb. 57.

Zuerst soll ein Tier besprochen werden, dessen Samenkanälchen prall mit Spermatozoen gefüllt sind. Spermatiden und Spermatozoen fehlen vollständig. Nur an den Wänden sind größere Spermatogoniencysten vorhanden, deren Zellen größtenteils in Vermehrungsteilung begriffen sind. In den Nebenhodengängen dieses Tieres (Abb. 71, *Nhg.*) liegen bereits Spermatozoen, welche sogar den Samenleiter bis zum Analpfropf füllen. Das Tier muß also entweder kurz vor der Befruchtung gestanden haben, oder die Spermatozoen können auch wohl bei der Abtötung des Tieres in die ausführenden Gänge gepreßt worden sein.

Bei diesem Tiere, das 4,5 cm lang ist, ist trotz der Geschlechtsreife der Nebenhoden sehr klein und liegt auf der Innenseite dem Hoden als flache Platte auf (Abb. 71, *Nhg.*). Die Nebenhodengänge sind stark gewunden und besitzen ein großes Lumen, um das ein einschichtiges

Epithel liegt, in welchem an meinem Material (Fixierung mit Susa) Zellgrenzen nicht deutlich zu erkennen sind. Ebenso fehlen im Epithel Basalzellen. Es setzt sich aus rechteckigen bis quadratischen Zellen zusammen, welche einen großen, runden oder länglich ovalen, mitunter leicht gelappten Kern besitzen. Dieser enthält ein unregelmäßiges Chromatinnetz, welchem die Nucleolarsubstanz als grobe Brocken aufgelagert ist. Ein kompakter Nucleolus ist nur in wenigen Zellen vorhanden. Die Kerne liegen in einem feingekörnten Plasma, das sich mit Eisenhämatoxylin schwach dunkel, mit Azan rotbraun färbt. Ein Sekret, welches sich wie in dem Nebenhodenepithel der anderen *Blen-*

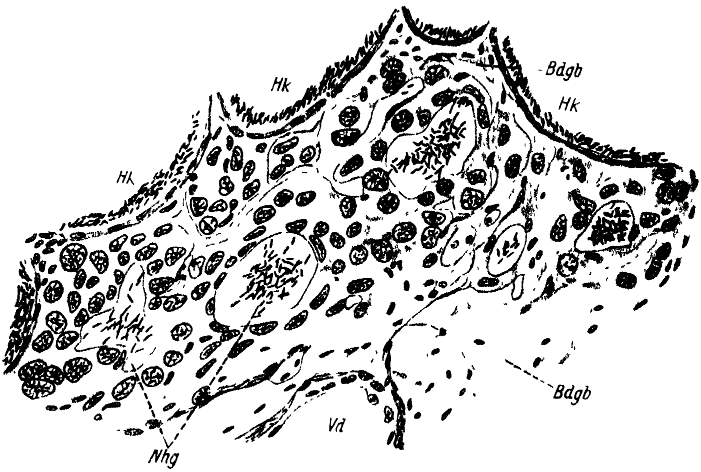


Abb. 71. Querschnitt durch den Nebenhoden von *P. punctatus*. Susa, Eisenhämatoxylin Säurefuchsin. Vergr. LEITZ Obj. 7, ZEISS Komp. Oc. 7 ×, Tblg. 140. Auf 3/4 verkl. *Bdgb.* Bindegewebe, *Hk.* Hodenkanälchen, *Nhg.* Nebenhodengänge, *Vd.* Samenleiter.

nius-Arten blau färben würde, ist sowohl in dem peripheren Teil der Epithelzellen als auch in dem Lumen der Nebenhodenkanälchen nicht vorhanden. Wahrscheinlich hat es sich in letzteren bereits mit den Spermatozoen vermischt und liegt denselben als feiner, nicht nachweisbarer Sekretmantel an, wie es z. B. von REDENZ und BELONOSCHKIN (1929) für die im Nebenhoden befindlichen Spermatozoen von *Chimaera monstrosa* beschrieben wird.

Zwischen den Nebenhodenkanälchen treten im bindegewebigen Stroma einzelne Kapillaren auf, die von größeren, am Hilus gelegenen Gefäßen ausgehen. Hier befindet sich auch ein größerer, aus lockeren Fasern bestehender Bindegewebskomplex (Abb. 71, *Bdgb.*), der sich zwischen die einzelnen Nebenhodenkanälchen als dünne Schicht schiebt. An den Samenkanälchen bildet das Bindegewebe wieder dickere Stränge,

so daß der ganze Nebenhoden von einer, wenn auch unvollständigen Bindegewebshülle umgeben ist.

Die Nebenhodenknälchen vereinigen sich am Hilus zum Vas deferens. Dabei wird das Epithel flacher. Im Zwischenstück besteht es aus niedrigen, rechteckigen Zellen mit einem kleinen, langgestreckten Kern und zeigt keine Zeichen einer sekretorischen Tätigkeit.

Der Samenleiter ist von einer schmalen Muskelschicht aus glatten Fasern umgeben (Taf. 3, Abb. 16, *Mu.*), zwischen welchen nur in der Mitte ein schmaler, aus lockeren Fasern bestehender Bindegewebsstreifen eingeschaltet ist. Die innere Muskellage wird teilweise von der Basalmembran begrenzt, welche durch lockere Bindegewebsfasern stellenweise verstärkt ist. Durch Kapillaren (*Kp.*) wird sie in der Längsrichtung mehr oder minder weit vorgewölbt, so daß das Epithel zahlreiche Längsfalten aufweist, die unregelmäßig netzartig miteinander in Verbindung stehen. Nach dem caudalen Ende werden die Muskellagen schwächer und die Bindegewebszone wird stärker, so daß schließlich erstere nur noch als einzelne Fibrillen vorhanden sind, die an einer breiten Bindegewebszone liegen.

Das Epithel des Samenleiters ist einschichtig; Basalzellen sind in seinem gesamten Verlauf nicht anzutreffen. Es setzt sich aus 2—5 μ hohen und 8—20 μ breiten Zellen mit langgestrecktem Kern zusammen. Die Nucleolarmasse ist nur in kleineren Kernen zu einem kompakten Nucleolus verschmolzen. In den größeren liegt sie stets in kleinen Brokken dem Chromatinnetz auf, welches dadurch stark verdickt wird. Das Plasma ist unregelmäßig mit feinen Körnern gefüllt, welche sich mit Azan rotbraun färben. Einen Austritt dieser Körnchen in das Samenleiterlumen oder die Umwandlung derselben zu Sekret konnte nicht beobachtet werden.

In der Gegend des Analpfropfes werden die Epithelzellen höher und schmäler. Im Analpfropf selbst setzt sich das Epithel nur aus zylindrischen Zellen zusammen und bildet leichte Falten, welche hauptsächlich durch die verschiedene Höhe der Epithelzellen bedingt werden.

In diesem Bezirk mündet auch der Blindschlauch in den Harnleiter. In seinem Endabschnitt weist er denselben Bau wie letzterer auf. Er ist im Bereich des Analpfropfes von einer breiteren, aus lockeren Fasern bestehenden Bindegewebszone umgeben, die von kleinen Gefäßen und Kapillaren durchzogen wird und als Abschluß gegen das Bindegewebe des Analpfropfes einen schmalen, aus glatten Fasern bestehenden Ringmuskel besitzt. Der frei in der Leibeshöhle liegende Teil des Blindschlauches (Taf. 3, Abb. 17) ist von Peritonealepithel überzogen, unter

welchem eine schmale lockere Bindegewebsschicht (*Bdgb.*) liegt. Nach innen zu folgt ein glatter Ringmuskel (*Rmu.*), der durch eingelagertes Bindegewebe der Länge nach geteilt wird und der durch einige Bindegewebsfasern verstärkten Basalmembran anliegt. Diese wird durch Kapillaren leicht in das Epithel vorgewölbt; doch nur im caudalen Abschnitt in dem Maße, daß zottenähnliche Gebilde entstehen, in welchen sogar kleinere Gefäße verlaufen können.

Das Epithel ist einschichtig und besteht aus kubischen bis zylindrischen Zellen, die 3—10 μ breit und 6—12 μ hoch sind. Der Kern ist rund bis länglich oval und liegt meistens zentral, seltener basal, in einem feinkörnigen Plasma, dessen Körnchen sich im basalen Teil mit Azan rotbraun färben und, da sie sich peripheriewärts in ein sich blau färbendes Sekret umwandeln, als Prosekretkörner anzusehen sind. Die peripher gelegenen Körner verschmelzen erst an der Zellmembran miteinander und treten als homogene Masse in das Lumen, in welchem sie zu einem kompakten, keine Schleimreaktion gebenden Sekretpfropf zusammenfließen.

Ein ähnliches Bild bieten die Blindschläuche auch bei einem solchen Männchen dar, bei dem die Spermatogenese im Gange ist. Im Hoden sind noch vereinzelte Spermatozoen vorhanden, die aber bereits in Degeneration begriffen sind, und zwischen welchen stark lichtbrechende, homogene Kugeln unbekannter Natur liegen. Die Wandungen der Samenkanälchen sind dicht mit Spermatocytencysten besetzt, zwischen welchen sich noch Spermatogoniencysten, teilweise in Vermehrungsteilung, befinden. Die Nebenhodengänge und der Samenleiter enthalten keine Spermatozoen.

Bei diesem Tier weisen die Blindschläuche im Vergleich zu dem eingangs beschriebenen Männchen im Epithel keine Veränderungen auf. Nur enthält die Sekretmasse, welche an Umfang nicht beträchtlich abgenommen hat, zahlreiche Vakuolen, die vielleicht durch Herauslösen von fett- und lipoidhaltigen Substanzen entstanden sein können. Die Lumina der Nebenhodenkanälchen sind sehr eng und mitunter sogar schwer zu erkennen. Die Zellen haben etwas an Größe zugenommen, und ihr Plasma enthält feine Körner, die nach Azanfärbung bläulichrot aussehen können.

Wesentliche Veränderungen zeigt dagegen das Samenleiterepithel. Seine Zellen sind nicht mehr so lang gestreckt, meistens sogar kubisch oder zylinderförmig und befinden sich, besonders im cranialen Teil, in reger sekretorischer Tätigkeit. Der Kern liegt in diesen Zellen stets basal, während der distale Teil mit feinen Körnern gefüllt ist, die sich

mit Azan blau färben. Die freie Zellwand wölbt sich nun in das Samenleiterlumen vor, so daß an solchen Zellen eine kleine Kappe entsteht, die durch Zerreißen sich öffnet und ihren Inhalt in kleinen Tropfen in das Lumen ausstößt. Diese Sekrettropfen, die in einer homogenen Grundmasse noch zahlreiche feine Körner enthalten, bleiben zunächst in der Nähe der Zellwand liegen. Sie wandern schließlich in das Lumen, in welchem sie mit den anderen Tropfen teilweise zusammenfließen.

Nach der Abgabe des Sekretes werden die Zellen wieder flacher, um schließlich, bei teilweiser Füllung des Vas deferens mit Spermatozoen, als ganz schmale, langgestreckte Zellen der Basalmembran aufzusitzen.

Mit dem weiteren Fortschreiten der Spermatogenese nimmt im Samenleiter die Zahl der sezernierenden Epithelzellen stark ab. Bei einem Tier, bei welchem einzelne Samenkanälchen bereits mit Spermatozoen gefüllt sind, andere dagegen noch Spermatiden oder Spermatocytennester besitzen, und dessen erweiterte Nebenhodenkanälchen ebenfalls einzelne Spermatozoen enthalten, die noch nicht in den Samenleiter eingedrungen sind, befinden sich nur sehr wenige Samenleiterepithelzellen in sekretorischer Tätigkeit. Das Sekret liegt nicht mehr in kleinen Tropfen nebeneinander, sondern diese sind vollständig aufgelöst, so daß es als unregelmäßige, feingekörnte Ballen im Samenleiterlumen verstreut ist. Dagegen sind die Zellen des caudalen Abschnittes noch in reger sekretorischer Tätigkeit. In dem Lumen dieser Region sind auch kompakte Sekretkugeln zwischen den aus dem cranialen Abschnitt stammenden lockeren Sekretmassen vorhanden. Bei diesem Tier ist ferner auffallend, daß im caudalen Abschnitt des Samenleiters normale Spermatozoen liegen.

Das Epithel der Nebenhodengänge ist ebenfalls stark sekretorisch tätig. Ihre Lumina sind etwas erweitert und enthalten stellenweise ein feinkörniges, unregelmäßig zusammengelagertes Sekret, das sich mit Azan schwach rötlichbraun färbt. Es tritt in kleinen Tropfen durch die Zellmembran und ist im Innern der Zelle nur an dem bläulichroten Ton zu erkennen, den es bei Azanfärbung annimmt. Eine färberische Unterscheidung des Sekretes von den Prosekretkörnern ist an meinen Präparaten nicht möglich. Nur liegen im peripheren Teil der Zellen die Körnchen etwas regelmäßiger, ohne jedoch, wie z. B. im Samenleiterepithel, fest umschriebene Reihen zu bilden.

Auf diesem Stadium geht ferner in den Blindschläuchen die Bildung des Sekretes und das Ausstoßen desselben in das Lumen vor sich. Die Epithelzellen sind zylinderförmig zusammengepreßt, oft keilförmig in-

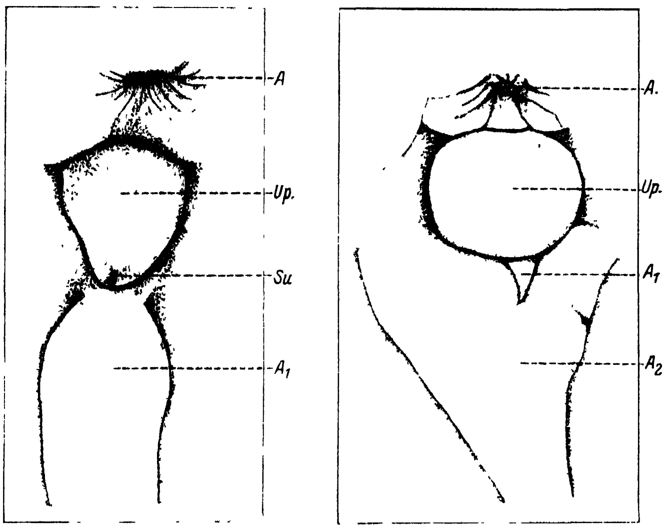
einander geschoben. Der Kern liegt im basalen Teil der Zelle, die dicht mit feinen Körnern gefüllt ist. An der Basis färben sich sich mit Azan rötlichbraun, distalwärts dagegen blau und sind an der Peripherie teilweise zu einer homogenen Masse zusammengeflossen, in welcher jedoch stets eine Anzahl feiner Körner getrennt nebeneinander liegen. Dieses Sekret wird wahrscheinlich durch kleine Rißstellen in der Zellmembran an das Lumen abgegeben und liegt der freien Zellwand als zusammenhängende Schicht an, um bei dem weiteren Austritt von Sekret in das Lumen hineingezogen zu werden. Hier bildet es eine einheitliche Masse, in welcher die Körnchen vollständig aufgelöst werden, so daß schließlich ein homogener Sekretpfropf gebildet wird.

Zusammenfassend ergibt sich also in den Ausführgängen des Hodens und den Blindschläuchen von *Petroscirtes punctatus* folgender Sekretionsablauf. Während der Brunst, wenn Nebenhoden und Samenleiter mit Spermatozoen gefüllt sind, ist in diesen kein freies Sekret vorhanden. Wahrscheinlich hat es sich als feine, nicht sichtbare Hülle um die Spermatozoen gelegt und gelangt so mit ihnen nach außen. Die Blindschläuche dagegen sind prall mit Sekret gefullt, das wahrend der Eibefruchtung wohl nur teilweise ausgestoßen wird. Nach der Brunst setzt dann im Samenleiterepithel die Sekretbildung ein; das Sekret wird allmählich an das Lumen abgegeben, so daß dieses wieder gefüllt wird. Dagegen ist zunächst in den Nebenhodengängen, die sehr eng geworden und nicht immer deutlich erkennbar sind, kein Sekret festzustellen. Doch weist das färberische Verhalten ihrer Epithelzellen auf eine in ihnen vor sich gehende Sekretbildung hin. Dasselbe trifft auch fur das Epithel der Blindschläuche zu, in deren Lumina noch aus der Brunstzeit stammende Sekretmassen liegen. Mit dem Fortschreiten der Spermatogenese erweitern sich die Nebenhodengänge und füllen sich langsam mit Sekret. Auch im Samenleiter schreitet die Sekretbildung vorwärts und dehnt sich auf die Zellen des caudalen Abschnittes aus, während diejenigen des cranialen Teiles wieder allmahlich zur Ruhe kommen. Das Epithel der Blindschlauche gibt während dieser Zeit ebenfalls das Sekret ab, welches sich mit dem noch in ihrem Lumen befindlichen zu einer einheitlichen Masse vermischt. Gegen Ende der Spermatogenese ist in den Ausführgängen und den Blindschläuchen die Sekretbildung beendet; im Samenleiter tritt, entsprechend dem früheren Beginn, ein früherer Abschluß der Sekretbildung ein, und die Kanäle sind dann mehr oder minder mit Sekret gefüllt.

Die männliche Urogenitalpapille (Abb. 72a, *Up.*) ist kegelförmig, in dorsoventraler Richtung leicht zusammengedrückt und an den Seiten,

wohl durch die Konservierung, unregelmäßig eingebuchtet. Sie beginnt mit breiter Basis an einer Querfalte hinter dem After (*A.*) und reicht mit ihrer Spitze bis an die Basis des nicht verkürzten ersten Analflossenstachels (A_1). An der Spitze, auf der ventralen Seite, liegt die spaltförmige Mündung des Sinus urogenitalis (*Su.*). Der feinere Bau der Urogenitalpapille weist im Vergleich zu derjenigen der *Blennius*-Arten keine wesentlichen Besonderheiten auf.

Die weiblichen Geschlechtsorgane sind nach dem allgemeinen, bereits bei *Tripterygium nasus* beschriebenen Typus gebaut. Sie münden



a b

Abb. 72 Männliches (a) und weibliches (b) Analfeld von *P. punctatus*. Wie Abb. 54.

mit einem gemeinsamen Endabschnitt in einen spaltförmigen, tiefen, ectodermalen Sinus urogenitalis auf der Innenseite der Urogenitalpapille (Abb. 72b, *Up.*). Diese ist kalottenartig rund bis kurz oval und beginnt gleichfalls in einer deutlich ausgeprägten Querfalte hinter dem After (*A.*). Am caudalen Ende der Papille ragt die Spitze des ersten, kurzen Analflossenstachels (A_1) hervor, welcher in die wulst-artigen Verdickungen des zweiten Stachels (A_2) eingedrückt ist. Diese Verdickung beginnt auf beiden Seiten in dem hinteren Drittel der Urogenitalpapille und erstreckt sich, indem sie allmählich schmäler wird, bis an die Spitze des zweiten Stachels.

14. Petroscirtes elegans.

Auch bei dieser von der japanischen Küste stammenden Art sind die Geschlechtsorgane äußerlich denen von *P. punctatus* ähnlich. Die länglich ovalen Hoden sind höchstens halb so lang wie die Samenleiter und liegen als schmale Kappe dem Nebenhoden auf, von dessen innerer Seite am caudalen Ende die Samenleiter ihren Ursprung nehmen. Diese sind leicht gewunden und verjüngen sich erst stärker im Analpfropf, besonders aber in der Urogenitalpapille. Hier münden sie hintereinander in den Samenleiter, in welchen auch, in wechselnder Reihenfolge, die unregelmäßig ausgebuchteten, bis in die Region der Hoden sich erstreckenden Blindschläuche eintreten. Dadurch kommt ein kurzer Sinus urogenitalis zustande, welcher nur an der Spitze von ectodermalem Epithel ausgekleidet ist.

Die Mündung des Sinus urogenitalis liegt an der stark verbreiterten, leicht abgerundeten Spitze der Urogenitalpapille. Diese erhebt sich mit breiter Basis dicht hinter der Afteröffnung und wird caudalwärts etwas schmäler und in dorsoventraler Richtung leicht abgeplattet. Sie nimmt höchstens die Hälfte des Raumes zwischen After und der Basis des ersten Analflossenstachels ein.

Im Vergleich zu den Keimdrüsen von *P. punctatus* scheint bei denjenigen dieser Art ein streng jahreszyklischer Ablauf der Spermatogenese vorhanden zu sein.

Die Hoden der von mir untersuchten Tiere — die Fangzeit ist mir nicht näher bekannt — sind mit locker nebeneinander liegenden Spermatozoen gefüllt, welche bereits in den cranialen Teil des Samenleiters eingedrungen sind. Die Wandungen sind mit freien Spermatogonien, Spermatogonien- und einzelnen Spermatocytencysten besetzt; Spermatiden fehlen.

Die Nebenhodengänge sind stellenweise stark verbreitert, in den randlichen Teilen dagegen sehr eng. Die sie umgebenden Zellen enthalten einen großen, chromatinreichen Kern, der in einem Gerüstwerk von feinen Körnern liegt, welche sich mit Azan rotbraun färben. Dieselbe Färbung zeigen auch die einzelnen, aus feinen Körnern zusammengesetzten Sekretflocken in den Nebenhodenkanälchen. Das Sekret scheint also auch bei dieser Art eine ähnliche Zusammensetzung zu besitzen wie dasjenige von *P. punctatus*, welches sich durch die Färbung wesentlich von demjenigen des Nebenhodens der *Blennius*-Arten unterscheidet.

Die Nebenhodenkanälchen münden in den Samenleiter, welcher durch das Zwischenstuck, das durch ein sehr niedriges Epithel ausge-

zeichnet ist, von ihnen getrennt ist. Die Wandung der Samenleiter wird von einer breiten Bindegewebslage gebildet, in welcher ein schmaler, stellenweise unterbrochener, glatter Ringmuskel eingelagert ist. Diesem liegen mehr oder minder zahlreiche, durch Bindegewebsfasern getrennte Längsmuskelzüge an, die kein geschlossenes System bilden. Die Bindegewebsschicht wölbt sich mehr oder minder stark in das Epithel vor, wodurch leichte Falten, mitunter sogar kryptenähnliche Gebilde entstehen, in welchen Kapillaren bis an die Basalmembran herantreten können. Das Epithel besteht aus hohen, zylindrischen Zellen, welche auf den Gipfeln der Falten keilförmig sind. Ihre Kerne sind länglich oval. Ihr Plasma ist mit feinen, netzartig angeordneten und mit Azan sich rotbraun färbenden Prosekretkörnern gefüllt. Diese verschmelzen an der dem Samenleiterlumen anliegenden Zellwand zu kleinen Tropfen, welche in das Lumen treten und hier zu einer fein gekörnten Masse zusammenfließen.

Die Wandung der Blindschläuche stellt eine schmale Bindegewebsschicht dar, in welcher einzelne glatte Muskelfasern und Kapillaren liegen. Letztere dringen bis an die Basalmembran und wölben diese leicht in das Lumen vor. Ferner schieben sich Bindegewebsfasern zwischen die Epithelzellen oder buchten diese durch große Komplexe in niedrigen Zotten vor. Das Epithel der Blindschläuche ist pflasterartig, in den Falten kubisch bis schwach zylindrisch. Im cranialen Teil besteht es aus sezernierenden Zellen, welche in kleinen Tropfen ein fein gekörntes, mit Azan sich rotbraun färbendes Sekret an das Lumen abgeben. Solche Zellen sind dagegen im mittleren und caudalen Abschnitt nicht zu erkennen. Doch konnte nicht festgestellt werden, ob sie in diesen Teilen vollständig fehlen oder nur im Zustand der Ruhe sich befinden.

Die Eileiter gleichen in ihrem Bau denjenigen der *Blennius*-Arten. Dagegen ist die Form der Urogenitalpapille für diese Art charakteristisch. Ihre Basis liegt ungefähr in der Mitte des Feldes zwischen After und dem ersten Analflossenstachel. Sie verbreitert sich leicht caudalwärts, um dann mit parallelen Rändern sich bis an die Basis des ersten Analflossenstachels zu erstrecken, wo diese allmählich in die Rumpfhaut übergehen. Auf der inneren Seite der Spitze dieser Papille, die hier leicht ausgebuchtet ist, befindet sich nun die Urogenitalmündung. Bemerkenswert ist noch, daß dicht hinter der Urogenitalmündung auf dem basalen Teil des ersten Analflossenstachels ein flacher Höcker liegt, welcher durch stärkere Entwicklung des Bindegewebes entstanden ist. Die ihn bedeckende Haut ist dagegen von derjenigen der ihm anliegenden Rumpfteile nicht verschieden.

15. Salarias quadricornis Cuv. u. Val.

Die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane dieser Art stimmen, wenn man von den Mündungsverhältnissen der ausführenden Gänge absieht, mit denjenigen der *Blennius*-Arten ziemlich überein.

Die Hoden (Abb. 73, *T.*) sind langgestreckt und liegen als schmale Kappen dorsal den an Volumen sie um ein Mehrfaches übertreffenden Nebenhoden (*Nh.*) auf, mit welchen sie, wie bei den *Blennius*-Arten, durch eine gemeinsame Bindegewebshülle eng verbunden sind. Auf der ventralen Seite vereinigen sich die Nebenhodenkanälchen zu dem Samenleiter, der, äußerlich betrachtet, verhältnismäßig kurz und breit erscheint, bei mikroskopischer Untersuchung sich dagegen im cranialen Teil als mehrfach gewunden erweist, derart, daß alle Windungen in einer breiten, gemeinsamen Bindegewebsmuskellage verlaufen. Die beiden Samenleider münden getrennt an der Spitze der kleinen, stumpf kegelförmigen und in dorsoventraler Richtung leicht zusammengedrückten Urogenitalpapille. Dicht hinter diesen Mündungen liegen die Öffnungen der ebenfalls getrennt austretenden Blindschläuche (*Bld.*), zwischen welchen, unabhängig von ihnen, der Harnleiter mündet.

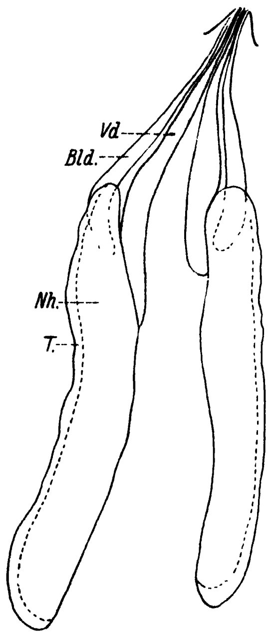


Abb. 73. Männliche Geschlechtsorgane von *Salarias quadricornis*. Vergr 7,3 . Wie Abb. 48.

Die Hoden der untersuchten Tiere enthalten in der Mitte der Samenkanälchen zahlreiche Spermatozoen, welche ebenfalls in den Nebenhodengängen, besonders aber im Samenleiter anzutreffen sind, dessen Lumen sie im caudalen Teil vollständig ausfüllen. Die Wandungen der Samenkanälchen sind mit zahlreichen Spermatocyten- und wenigen Spermatiden- und Spermatozoencysten bedeckt, zwischen welchen stets einzelne freie Spermatogonien liegen.

Der Nebenhoden weist im Vergleich zu den *Blennius*-Arten in seinem Bau keine Abweichungen auf. Nur der caudale Teil wird von breiten Bindegewebssepten durchsetzt, welche teilweise Fortsetzungen der Hodensepten sind. Dadurch wird dieser Abschnitt auf dem Querschnitt in mehrere Kammern zerlegt, die nur je ein Nebenhodenkanälchen enthalten, um dessen Lumen das Epithel radiär angeordnet ist. Die Epithelzellen der Nebenhodengänge haben den größten Teil ihres Sekretes ent-

leert. Nur einzelne Zellen sind noch vollständig mit den, mit Azan sich blau färbenden Sekretschollen gefüllt, zwischen welchen zahlreiche, durch Herauslösen von Fett- und Lipoidtropfen entstandene Vakuolen liegen.

Die Nebenhodenkanälchen vereinigen sich zunächst in dem rohrartigen, keine Falten besitzenden Zwischenstück des Samenleiters, der ein sehr niedriges, pflasterartiges Epithel mit großen Kernen besitzt. Sekretionserscheinungen sind an diesen Zellen nicht wahrzunehmen. Eine deutliche Grenze zwischen dem Zwischenstück und dem eigentlichen Samenleiterabschnitt ist nicht festzustellen, da die Zellen des letzteren ebenfalls sehr niedrig sind und sich nur von denen des ersteren hauptsächlich durch ihre sekretorische Tätigkeit unterscheiden. Ebenso ist für ihn die starke Faltenbildung charakteristisch, die erst allmählich mit einer Übergangszone einsetzt.

Das Lumen des eigentlichen Samenleiterabschnittes wird durch starke Falten und taschenartige Einstülpungen zerteilt, welche alle in der breiten, aus lockerem Bindegewebe und glatten Muskelfasern bestehenden Wandung eingebettet sind. Eine einheitliche Ringmuskelschicht ist nicht vorhanden. Das Epithel, das durch Bindegewebszüge vorgebuchtet wird, ist einschichtig und enhält keine Basalzellen. Es ist fast kubisch, da die Zellen 4–5 μ hoch und 3–5 μ breit sind. Auf den Kuppen der Falten und an ihrem Fuße sind sie durch den Druck mehr zylinder- bis keilförmig. Der bläschenförmige Kern füllt einen großen Teil der Zelle aus. Er ist von einem mit feinen Prosekretkörnern dicht gefüllten Plasma umgeben. An der dem Lumen zugewandten Seite liegen diese Körner unregelmäßig nebeneinander, während sie im mittleren und basalen Teil mehr in Reihen angeordnet sind. Das Sekret wird in kleinen Tropfen an das Samenleiterlumen abgegeben, derart, daß die Zelle zunächst eine bruchsackartige Vorwölbung aussendet, die sich abschnürt und als ein mit einer Membran versehenes kugelartiges Gebilde in das Lumen gelangt. In diesen Sekretblasen sind zunächst noch die Prosekretkörner zu erkennen. Erst bei dem Hinzutreten der Spermatozoen lösen sich die Bläschen auf, wobei sich die Prosekretkörner zu dem eigentlichen Sekret umwandeln.

Caudalwärts werden die Falten niedriger. Sie gehen allmählich in den durch Längsfalten ausgezeichneten Endabschnitt über, der denselben Bau wie bei den *Blennius*-Arten besitzt.

Im Analpfropf ist der Samenleiter von einer hauptsächlich aus lockeren Fasern sich zusammensetzenden Bindegewebsschicht umgeben, die von zahlreichen kleinen Gefäßen und Kapillaren durchzogen wird.

Um die Bindegewebszone liegt eine breite Ringschicht quergestreifter Muskeln, die am stärksten im mittleren Teil ausgebildet ist, um cranial- und caudalwärts an Umfang abzunehmen und allmählich in das Bindegewebe überzugehen. Dieser Muskelring steht mit dem des anderen Samenleiters im mittleren und caudalen Bereich in keinem Zusammenhang. Nur cranialwärts sind beide Systeme untereinander und auch mit dem des Harnleiters durch einige Muskelfibrillen verbunden.

Die Blindschläuche sind von einem breiten, von Gefäßen und Kapillaren durchzogenen Bindegewebsmantel umgeben, in welchem vereinzelt glatte Muskelfasern auftreten, die zu keinem einheitlichen Ring zusammengeschlossen sind und nur bei Färbung mit Azan mit einiger Sicherheit nachgewiesen werden können. Das Epithel ist durch vorspringende Bindegewebszüge leicht gefaltet. Es ist einschichtig, ebenso hoch wie dasjenige des Samenleiters und besitzt auch einen ähnlichen Bau. Ebenso sind an ihm dieselben sekretorischen Erscheinungen wahrzunehmen, und das in dem Lumen der Blindschläuche in Form kleiner Kugeln liegende Sekret färbt sich mit Azan ebenso wie dasjenige des Samenleiters. Nur fehlen die Spermatozoen, welche ja nicht in das Lumen eindringen können, da eine Verbindung zwischen den Blindschläuchen und den Samenleitern nicht besteht. Wahrscheinlich wird das Sekret beim Ausstoßen der Spermatozoen entleert, so daß es sich mit diesen mischen kann. Doch konnte nicht festgestellt werden, ob es zur Verlängerung der Bewegungsfähigkeit der Spermatozoen dient oder bei der Eibefruchtung irgendeine Funktion ausübt.

Caudalwärts treten in den Blindschläuchen vier bis sechs Längsfalten auf, die sich nach der Mündung zu allmählich abflachen, so daß sie kurz vor dem Übergang in den ectodermalen Teil vollständig verschwunden sind. Jeder dieser Blindschläuche ist im Analpfropf von einer breiten, stark durchbluteten Bindegewebsschicht umgeben, welche sich hauptsächlich aus lockeren Fasern zusammensetzt. Elastische Fasern sind in dieser Zone nicht einwandfrei nachweisbar. Von dem Bindegewebe des Analpfropfes wird sie durch einen schmalen Ring glatter Muskeln getrennt, der stellenweise nur aus einer einzigen Muskelfaser bestehen kann. Cranialwärts nimmt dieser Muskelring etwas an Dicke zu und tritt durch einzelne Fasern mit dem Muskelsystem des Harnleiters in Verbindung, um dann unter schneller Größenabnahme im Bindegewebe zu enden.

16. Salarias alboguttatus Kner.

An den männlichen Geschlechtsorganen dieser Art ist im Vergleich zu denjenigen von *S. quadricornis* insofern eine Weiterdifferenzierung eingetreten, als eine Samenblase ausgebildet ist.

Die langgestreckten, cranialwärts zugespitzten Hoden (Abb. 74, *T.*) besitzen auf ihrer Innenseite einen nicht sehr umfangreichen Nebenhoden (*Nh.*), dessen Kanälchen in den am hinteren Ende ansetzenden Samenleiter münden. Der freie Teil des Samenleiters ist ziemlich kurz

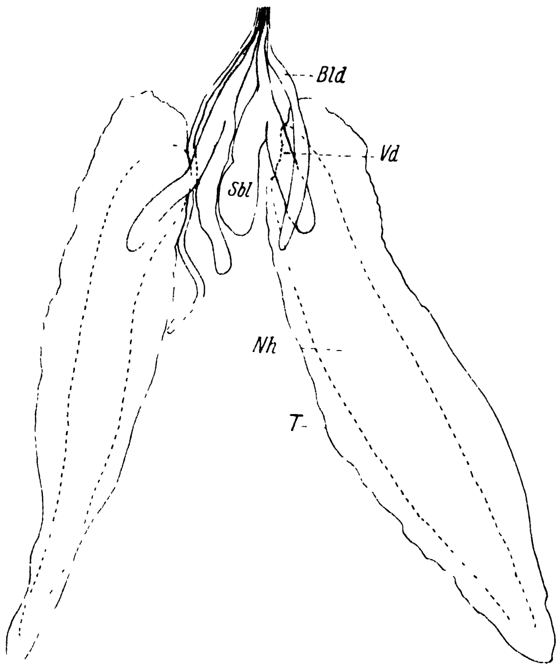
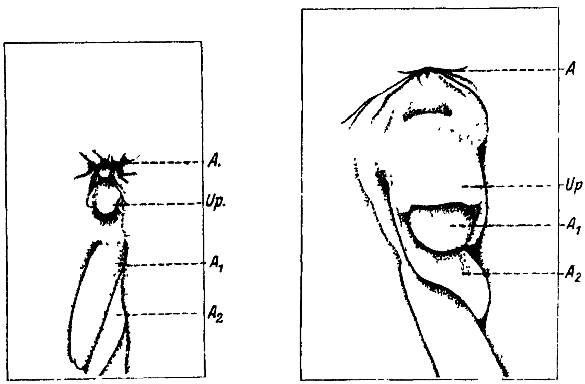


Abb 74 Männliche Geschlechtsorgane von *S. alboguttatus* Vergr. LEITZ Obj. 1, ZEISS Komp. Oc. 7 , Tubus nicht ausgezogen *Sbl* Samenblase, sonst wie Abb. 48.

und äußerlich leicht gewunden. Vor dem Analpfropf weist er auf der Innenseite eine unregelmäßig geformte, sackartige Ausstülpung auf, welche als Speicher für die Spermatozoen dient und deshalb als Samenblase bezeichnet werden kann. Sie besitzt in ihrem histologischen Bau nur geringe Ähnlichkeit mit derjenigen der *Gobiiformes* und ist dieser wahrscheinlich nicht homolog. Doch bedarf diese Ansicht noch des ontogenetischen Beweises, den ich wegen Fehlens der Jugendstadien nicht erbringen konnte. Die beiden Samenleiter münden getrennt an der Spitze der Urogenitalpapille in zwei dicht nebeneinanderliegenden

flachen, grubenartigen Einsenkungen. Diesen liegen caudalwärts die beiden ebenfalls nicht vereinigten Mündungen der Blindschläuche (*Bld.*) an, welche bedeutend dünner als die Samenleiter sind und sich leicht geschlängelt bis zu der Mitte der Hoden erstrecken. Zwischen diesen vier Mündungen befindet sich die Öffnung des Harnleiters.

Die Urogenitalpapille des Männchens (Abb. 75a, *Up.*) ist klein, breit kegelförmig und in dorsoventraler Richtung leicht zusammengedrückt. Sie erhebt sich kurz hinter den Hautfalten des Afters (*A.*), so daß ihre Spitze in zusammengelegtem Zustande ungefähr in der Mitte des zwischen der Afteröffnung und der Basis des ersten Analflossenstachels sich befindlichen Feldes zu liegen kommt. Nach den Seiten



a b

Abb. 75. Männliches (a) und weibliches (b) Analfeld von *S. alboguttatus*. Wie Abb. 51

geht die Urogenitalpapille in kleine Hautwülste über, welche caudal- und seitwärts allmählich in die Bauchhaut einbezogen werden. Die beiden ersten Strahlen (A_1, A_2) sind ebensolang wie die beweglichen Strahlen.

Der Darlegung des histologischen Baues der samenableitenden Wege ist vorauszuschicken, daß nur brünstige Tiere untersucht werden konnten. Die Hodenkanälchen sind prall mit locker nebeneinander liegenden Spermatozoen gefüllt, welche bereits teilweise in den Samenleiter eingedrungen sind und die Samenblase fast ganz gefüllt haben. An den Wänden der Hodenkanälchen befinden sich wenige Spermatocyten- und Spermatidencysten. Die zwischen ihnen einzeln oder in kleinen Komplexen liegenden Spermatogonien sind in Ruhe.

Die Epithelzellen des Nebenhodens, welche in ihrer Gestalt und im Bau der Kerne denjenigen von *Blennius pavo* ähnlich sind, sind noch

teilweise mit Sekret gefüllt. Doch liegt es nicht wie bei *Blennius* als feingekörnte Masse an der freien Zellwand, sondern die ganze Zelle ist mit größeren, mit Azan sich rotbraun bis blau färbenden Sekretballen gefüllt. Diese Sekretballen verflüssigen sich einzeln und treten vielleicht — mit den von mir angewandten Färbemethoden nicht nachweisbar — in gelöstem Zustande durch die Zellmembran in die Nebenhodengänge, in welchen sie als sich schwach blau färbende Masse nur teilweise festzustellen sind. Wahrscheinlich legt sich dieses Sekret sofort nach dem Verlassen der Zelle als feiner Mantel um die Spermatozoen. Von besonderem Interesse ist nun die Frage, ob dieses Sekret mit demjenigen der *Blennius*-Arten identisch, oder ob die verschiedenen Erscheinungsformen durch geringe Unterschiede im Fixierungsgemisch — in allen Fällen wurde Susa nach Heidenhain angewandt — bedingt ist. Zwischen den Sekretballen sind ferner zahlreiche kleine Vakuolen vorhanden, welche auf das Vorhandensein von Lipoiden und Fetten hinweisen.

Die Nebenhodenkanälchen treten am Hilus in den Samenleiter ein, an welchem ebenfalls die drei bei *Blennius* beschriebenen Abschnitte zu erkennen sind.

Das Zwischenstück ist kurz und besitzt ein sehr flaches Epithel mit länglich ovalen Kernen. Das Plasma der Epithelzellen ist fein gekörnt. Sekretionserscheinungen konnten an ihnen nicht wahrgenommen werden.

Der eigentliche Samenleiterabschnitt ist stark gewunden und durch vorspringende Falten zerteilt, so daß er sich aus einem System von kommunizierenden Hohlräumen zusammensetzt. Dadurch kommt es, daß im Querschnitt sein Lumen mehrere Male getroffen wird. Doch liegen sämtliche Windungen in einem gemeinsamen Bindegewebskomplex, in welchen ringartig glatte Muskelzellen eingelagert sind, die, durch Bindegewebsfasern unterbrochen, keinen kompakten Ringmuskel bilden. Aus diesem Grunde ist bei der äußerlichen Betrachtung des Samenleiters von den ersten Windungen nichts zu erkennen, und er macht so den Eindruck eines einfachen, leicht gebogenen Rohres, das caudalwärts allmählich enger wird. Die vorspringenden Falten besitzen am hinteren Ende eine geringere Höhe als im mittleren und vorderen Abschnitt. Ebenso ist die Zahl der inneren Windungen des Samenleiters geringer geworden, so daß er schließlich im Endabschnitt ein einfaches Rohr darstellt, das nur epitheliale, durch abwechselnde Längsreihen hoher und niedriger Epithelzellen bedingte Falten enthält. Die Epithelzellen des Endabschnittes besitzen denselben Bau wie diejenigen der

Blennius-Arten, während der eigentliche Samenleiterabschnitt mit einem besonders ausgebildeten Epithel (Abb. 76) ausgekleidet ist.

Dieses Epithel setzt sich aus kubischen bis pflasterartigen Zellen zusammen, welche 4–6 μ hoch und 6–10 μ breit sind. Der Kern ist bläschenförmig rund bis länglich oval und besitzt zahlreiche, meistens an der Peripherie liegende, unregelmäßig geformte, nucleolenartige Bildungen, die einem feinen Chromatinnetz anliegen. Ein großer kom-



Abb 76. Querschnitt durch die Wandung des mittleren Samenleiterabschnittes von *S albo-guttatus*. Susa, Eisenhämatoxylin Säurefuchsin. Vergr ZEISS Obj Ölimm 2 mm, Komp. Oc 15 ×, Tblg 152. Auf ½ verkl *E*. Epithel, *W*. Wandung.

pakter, peripher gelegener Nucleolus ist nur in wenigen Kernen festzustellen. Das Plasma enthält feine, unregelmäßig angeordnete Prosekretkörner. Mitunter liegen auch an der Peripherie der Epithelzellen Sekretmassen, welche sich aus einer homogenen Grundsubstanz und feinen Körnern zusammensetzen. Durch Zerreißen der Zellmembran wird das Sekret in das Samenleiterlumen entleert.



Abb 77 Querschnitt durch die Wandung der Samenblase von *S. alboguttatus* Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp Oc 15×, Tblg 152 Auf ⅘ verkl *Bdgb*. Bindegewebige Wandung, *E* Epithel

Das Epithel des Samenleiters ist stets einschichtig; doch kann zuweilen, besonders bei tangential angeschnittenen Falten, eine Mehrschichtigkeit vorgetäuscht werden. Basalzellen sind in ihm nicht einwandfrei nachzuweisen.

Die Samenblasen, die vielleicht durch Ausstülpung des Samenleiters entstanden sind, werden wie dieser von Peritonealepithel überzogen, unter welchem sich eine schmale Bindegewebslage befindet (Abb. 77, *Bdgb.*). Sie besteht aus lockeren Fasern, zwischen welchen kleine Gefäße und Kapillaren verlaufen. Ferner sind in ihr einzelne glatte Muskelzellen vorhanden, die nicht zu einem Ringmuskelsystem zusammengelagert sind. Elastische Fasern sind in der Wandung nicht nachzu-

weisen. Das einschichtige Epithel (*E.*) liegt direkt der Basalmembran auf und ist nicht durch Basalzellen teilweise von ihr getrennt. Es besteht aus kubischen bis zylindrischen Zellen, welche ein feingekörntes Plasma enthalten. Der große runde bis länglich ovale Kern liegt gewöhnlich in der Mitte der Zelle, oder er kann basalwärts bzw. nach dem Lumen zu verschoben sein. Meistens enthält er zahlreiche, unregelmäßig geformte, peripheriewärts gelagerte Nucleolen in einem feinen Chromatinnetz. Nur in einzelnen Zellen besitzt er einen kompakten, mehr nach der Mitte zu gelegenen Nucleolus.

Die meisten Zellen des Samenblasenepithels — die untersuchten Tiere besitzen mit Spermatozoen prall gefüllte Samenblasen — befinden sich in Ruhe. Einzelnen liegen noch an der freien Wand feinkörnige Sekretmassen an, welche sich mit Azan schwach blau färben. Doch konnten keine homogenen Sekretkugeln wie in der Samenblase von *Periophthalmus chrysospilos* im Samenblasenlumen festgestellt werden.

Aus der starken Füllung der Samenblasen mit Spermatozoen geht wohl hervor, daß sie als Spermatozoenspeicher dienen. Ob sie jedoch durch Abgabe eines Sekretes die Bewegungsdauer der Spermatozoen verlängern, wie es für das Samenblasensekret der *Gobiiformes* zutrifft, konnte nicht untersucht werden.

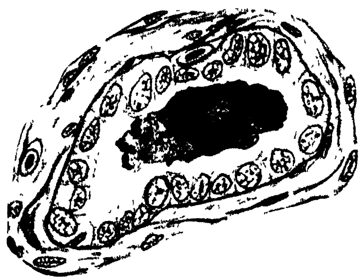


Abb. 78. Querschnitt durch den Blindschlauch von *S. alboguttatus*. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. Zeiss Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10×, Tblg. 152. Auf 4/5 verkl.

Die Blindschläuche sind von einer breiten Bindegewebsschicht umgeben (Abb. 78), in welcher vereinzelt glatte Muskelfasern vorhanden sind, die keinen einheitlichen Ring bilden. In dieser Schicht treten einzelne Kapillaren auf, welche an die Basalmembran herantreten und sie mit dem Epithel leicht in das Lumen vorwölben. Das einschichtige Epithel setzt sich aus 4–6 μ hohen und 3–6 μ breiten pflasterartigen bis zylindrischen Zellen zusammen, die einen großen Kern enthalten. Der Kern nimmt den größten Teil des Zelleibes ein und besitzt meistens zahlreiche kleine Nucleolen. Das homogene Plasma enthält zahlreiche feine Körner, die als Prosekret angesehen werden müssen. Denn im Lumen der Blindschläuche befindet sich ein großer Sekretballen, der sich zum größten Teil tiefschwarz mit Eisenhämatoxylin färbt. Einzelne Teile der Sekretmasse sind feingekörnt und schwach fuchsinophil. Dieses Sekret kann nur von den Epithelzellen erzeugt sein, da ein Übertritt

von Sekret des Samenleiters wegen der getrennten Mündungen nicht möglich ist. Da ich an meinen Präparaten eine Sekretabgabe der Epithelzellen nicht beobachten konnte, so ist es wahrscheinlich, daß dieser Prozeß während eines gewissen, noch naher festzustellenden Entwicklungszustandes der Keimzellen vor sich geht.

Im Bau des Ovars sind im Vergleich zu denjenigen von *Tripterygium nasus* keine Unterschiede vorhanden. Dagegen treten am Eileiter einige Abweichungen auf, welche durch die Ausbildung von Epithelzotten und durch die besondere Entwicklung der Wandung gekennzeichnet sind.



Abb 79 Querschnitt durch die Wandung des Eileiters von *S. alboguttatus*. Susa, Azan. Vergr. LEITZ Obj 7, ZEISS Komp Oc 7, Tblg. 152. Auf 4/5 verkl *Bdgb*. Bindegewebsschicht, *E* Epithel. *Mu* Muskulatur.

Die Eileiter werden noch vor ihrer Vereinigung zu einem unpaaren Abschnitt von einer breiten, aus glatten Fasern bestehenden Ringmuskelschicht umgeben, welche eine Fortsetzung der caudalwärts sich verdickenden Muskulatur der Ovarialwandung darstellt. Nach hinten zu treten an Stelle der glatten Muskulatur quergestreifte Muskeln, die im Analpfropf auch den Harnleiter umgeben und im caudalen Teil mit der Rumpfmuskulatur in Verbindung stehen. Nach der Außenseite wird der Muskelring von einer breiten, aus dicht nebeneinanderliegenden Fasern bestehenden Bindegewebsschicht umschlossen. Auf der inneren Seite liegt zwischen dem Eileiterepithel und der Muskulatur ebenfalls eine Bindegewebszone, die sich zunächst nach hinten zu erweitert. Sie besteht (Abb. 79, *Bdgb.*) hauptsächlich aus locker nebeneinander gelagerten Fasern, zwischen welchen zahlreiche elastische Fa-

sern auftreten, die mitunter recht breite Bündel bilden. Mehrere große Gefäße, die stellenweise dicht an das Eileiterepithel herantreten, lösen sich in ihr in zahlreiche Kapillaren auf, welche sich bis an die Basalmembran erstrecken, diese jedoch niemals in das Epithel vorwölben. Das Epithel (*E.*) ist einschichtig und durch Bindegewebszüge zottenartig in das Lumen vorgeschoben. Ihre Kerne sind im Verhältnis zur Zelle sehr groß und liegen in einem feingekörnten Plasma, in welchem eine Sekretbildung nicht festgestellt werden konnte.

Nach der Mündung zu werden diese Falten niedriger, und die innere Bindegewebszone nimmt im hinteren Teil beträchtlich an Umfang ab, um sich nach Verschwinden des Ringmuskels mit der äußeren Bindegewebszone zu vereinigen. In dieser Gegend wird auch das einschichtige Epithel durch die mehrschichtige Epidermis ersetzt, welche in dieser Region nur aus Deckzellen besteht, keine Schleim- und Eiweißzellen enthält und allmählich in die Epidermis der Haut übergeht.

Die weibliche Urogenitalpapille (Abb. 75b, *Up.*) ist ein flacher Wulst, der sich allmählich vom Analfeld aus erhebt und mit dem caudalen, leicht convexen Teil die Basis des ersten Analflossenstachels bedeckt. Am hinteren Ende ist sie an den Seiten in kleine Lappen ausgezogen. Auf der Innenseite dieser Papille liegt die schlitzartige Mündung des Eileiters, hinter welcher der Harnleiter austritt. Der erste Analflossenstachel (A_1) ist stumpf kegelförmig und völlig in einem dicken Hautwulst verborgen. Er ist bedeutend kleiner als der zweite Stachel (A_2), der beim konservierten Material leicht gekrümmt ist und welcher ebenfalls kürzer als die beweglichen Strahlen ist.

17. Salarias unicolor Rüpp.

Die männlichen und auch die weiblichen Geschlechtsorgane dieser Art besitzen denselben Bau wie diejenigen von *S. alboguttatus*. Nur in der Gestalt der Urogenitalpapillen, besonders der weiblichen, sind wesentliche Unterschiede vorhanden.

Die männliche Papille liegt ungefähr in der Mitte des Feldes zwischen dem After und dem ersten Analflossenstachel. Sie ist ziemlich klein, stumpf kegelförmig und besitzt an der Spitze eine flache Grube, in welcher die Mündung der beiden Samenleiter, der Blindschläuche und des Harnleiters dicht nebeneinanderliegen. Bemerkenswert ist ferner, daß die Mündung des rechten Blindschlauches zwischen den beiden Samenleitermündungen zu liegen kommt, während diejenige des linken die gewöhnliche Lage auf der Außenseite des entsprechenden Samenleiters einnimmt. Ob dieses jedoch nur eine Entwicklungsstörung darstellt

oder als normal anzusehen ist, konnte an dem geringen mir zur Verfügung stehenden Material nicht festgestellt werden.

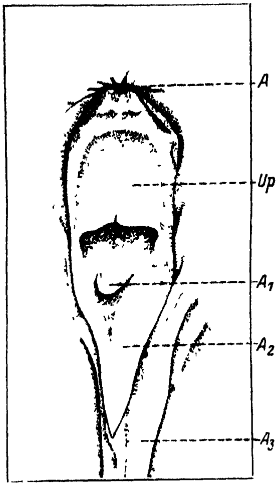


Abb 80 Analfeld eines Weibchens von *S unicolor*. Vergr. LEITZ Obj 1, ZEISS Komp Oc 7×, Tblg 150 Auf 1/1 verkl. Wie Abb 54

Die weibliche Urogenitalpapille (Abb. 80, *Up.*) erhebt sich als niedriger, gestreckter Wulst hinter dem Analfeld. Sie geht an den Seiten mit einer flachen Furche in die Rumpfhaut über. Am Ende, an der Mündung von Ei- und Harnleiter, ist sie leicht konkav ausgeschnitten und besitzt in der Mitte einen kurzen schmalen Spalt. Der Ei- und Harnleiter münden kurz vor diesem getrennt voneinander in einer spaltförmigen Vertiefung auf der Innenseite der Papille, die an dieser Stelle eine flache Hauttasche bildet. Der erste Analflossenstachel (A_1), dessen Basis nicht von dem Endabschnitt der Urogenitalpapille bedeckt wird, ist klein und kegelförmig. Er erhebt sich auf der Hautverdickung, welche sich in den zweiten Analflossenstachel (A_2) fortsetzt. Dieser ist etwas kürzer als die beweglichen Strahlen und ist, wie der erste, von einer dicken Haut überzogen.

18. Salarias dussumieri Cuv. u. Val.

Die Geschlechtsorgane dieser Art sind ähnlich wie diejenigen von *Salarias alboguttatus* gebaut. Doch zeigen die Ausführgänge andere Mündungsverhaltnisse, und die Samenblase ist wie bei den *Gobiiformes* durch unvollständige Querwände in Kammern geteilt.

Die beiden schwach gebogenen Samenleiter, in welche kurz vor dem Eintritt in den Analpfropf die langen sackförmigen Samenblasen münden, gehen von der inneren Seite des Nebenhodens aus. Im vorderen Bereich des Analpfropfes tritt in den rechten Samenleiter der dünne, leicht gewundene Blindschlauch ein, während derjenige der rechten Seite erst kurz vor der Spitze der Urogenitalpapille in den Samenleiter mündet. Die beiden Samenleiter und der Harnleiter enden getrennt, dicht nebeneinander in einer flachen Grube an der Spitze der Urogenitalpapille. Diese ist von gedrungener Gestalt, im Querschnitt dreieckig mit abgerundeten Ecken. In ihrem cranialen Teil wird sie von dem ventralen Abschnitt des Enddarms bedeckt, derart, daß das dorsale

Enddarmepithel die ventrale Seite der Urogenitalpapille darstellt. Dieser der Urogenitalpapille aufliegende Teil des Enddarmes besitzt keine Muskulatur. In dieser Region ist sie nur um den ventralen Bereich des Enddarms vorhanden und mit den bandartig auslaufenden Seiten an den Fascien der Rumpfmuskulatur befestigt.

Bei den untersuchten Männchen ist die Spermatogenese noch nicht ganz beendigt. Zwar liegen in den Samenkanälchen zahlreiche freie Spermatozoen, welche bereits in den Nebenhodengängen, den Samenleiter und in einzelne basale Kammern der Samenblase eingedrungen sind. Doch befindet sich an den Wänden der Samenkanälchen, die größtenteils mit Spermatocyten- und Spermatogoniencysten besetzt sind, einzelne Spermatidencysten. Zwischen ihnen sind einzelne in Ruhe befindliche Spermatogonien vorhanden.

Der Samenleiter, an welchem ebenfalls die drei Abschnitte zu erkennen sind, ist mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet. Um dieses liegt eine schmale Bindegewebszone, welche sich auch in die Falten des mittleren Abschnittes hineinschiebt und nur vereinzelt glatte Muskelfasern enthält. Der Übergangsteil ist ein enges Rohr, das von kubischen bis pflasterartigen, niedrigen Epithelzellen ausgekleidet ist, an welchem keine Sekretionserscheinungen zu beobachten sind. Der eigentliche Hauptteil ist durch zahlreiche kurze Schrägfalten in taschenartige Aussackungen zerlegt, welche alle peripher liegen und in einen zentralen, größeren Kanal münden. Im Analpfropf werden diese Falten niedriger und gehen allmählich in die Längsfalten über, wie sie für den Endabschnitt des Samenleiters charakteristisch sind.

Das Epithel des eigentlichen Samenleiterabschnittes ist meistens kubisch, 5–6 μ hoch und ebenso breit. Auf den Spitzen der Falten und an ihrer Basis ist es keilförmig zusammengedruckt. Die Zellen besitzen einen großen Kern, der meistens ihre gesamte Breite einnimmt und von feingekörntem Plasma umgeben ist. An der Peripherie der Zelle sind die Prosekretkörner dicht zusammengelagert, stellenweise sogar verschmolzen. Das feingekörnte Sekret wird in kleinen Tropfen abgegeben, welche wahrscheinlich durch Auflösen der Zellwand in das Lumen gelangen. In dieser Gestalt bleiben sie zunächst im Samenleiter liegen. Bei der Wanderung nach dem caudalen Ende verschmelzen sie miteinander, wobei die Körner sich verflüssigen, so daß eine meistens homogene, mit Eisenhämatoxylin sich dunkel färbende Masse gebildet wird, die am Rande und besonders in den Teilen, in welchen zahlreiche Spermatozoen liegen, leicht aufgelockert ist. Das Sekret färbt sich mit Azan tiefblau.

Ein ähnliches Sekret füllt auch die Kammern der Samenblasen aus, die ebenfalls ein einschichtiges, flach kubisches Epithel aufweisen. Es zeigt dieselben Farbreaktionen wie dasjenige des Samenleiters. Nur ist es stärker aufgelockert und nie zu einer homogenen Masse verschmolzen. Ebenso ist das Epithel im großen und ganzen dem des Samenleiters sehr ähnlich. Doch ist es noch niedriger, stellenweise sogar infolge der starken Dehnung der Wand pflasterartig. In dem basalen Teil, in der Gegend der Mündungsstelle in den Samenleiter, ist das Epithel leicht gefaltet, und die Zellen zeigen an dieser Stelle eine prismatische Gestalt. Der Vorgang der Sekretbildung ist derselbe wie im Samenleiter.

Die Blindschläuche sind wie die Samenblase durch unvollständige Septen in Kammern geteilt. Das Epithel ist sehr niedrig und entsprechend dem Dehnungszustand der Wände pflasterartig bis leicht zylinderförmig. Der Kern ist sehr groß und füllt den größten Teil der kubischen Zellen aus. Das Sekret tritt als feine helle Tropfen in das Lumen, in welchem es zu größeren Ballen verschmilzt. Die Tropfen färben sich mit Azan rot bis rotbraun, mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz und werden zum Teil mit den Spermatozoen entleert. Doch dringen letztere nicht in den basalen Teil der Blindschläuche ein. Die Wandung besteht aus einer schmalen Schicht lockeren Bindegewebes, zwischen welchen vereinzelt elastische Fasern liegen. Sie erstreckt sich in die Septen in welche einzelne Kapillaren eindringen. Zwischen den Bindegewebsfasern sind noch einzelne glatte Muskelzellen vorhanden, die besonders an den Kanten sehr zahlreich sind und hier kürzere Schräg- und Längszüge bilden.

19. Salarias frenatus Cuv. u. Val.

Auch die Geschlechtsorgane dieser Art zeigen einen ähnlichen Bau wie diejenigen von *S. alboguttatus*. Die beiden Samenleiter, die Blindschläuche und der Harnleiter münden getrennt voneinander in einer flachen Grube an der Spitze der kleinen, kegelförmigen Urogenitalpapille, welche mit breiter Basis hinter dem After ansetzt. Die beiden Analflossenstacheln beginnen erst hinter der Spitze der Urogenitalpapille. Sie sind gut entwickelt; doch ist der erste kürzer als der zweite und dieser wieder kürzer als die beweglichen Strahlen.

Der Samenleiter besitzt schräg radiäre, teilweise nach hinten gerichtete Falten, die im Zwischenstück fehlen und caudalwärts allmählich in den leicht gefalteten Endabschnitt übergehen. Das einschichtige Epithel setzt sich aus 12—16 μ hohen und 7—10 μ breiten Zellen mit großem bläschenförmigem Kern zusammen. Das Sekret tritt in dünnen, feingekörnten Strängen in das Samenleiterlumen und bildet hier ein

enges Netzwerk. Erst im caudalen Abschnitt fließt es zu einer homogenen Masse zusammen, was wohl durch den Hinzutritt des Samenblasensekretes bedingt ist.

Die Samenblase, deren aus Bindegewebe und glatten Muskelfasern bestehende Wandung bei starker Kontraktion die Höhe ihres Epithels erreichen kann, besitzt ebenfalls nur ein einschichtiges Epithel, aus dessen Zellen das Sekret in kleinen, perlschnurartig zusammenhängenden Tropfen durch Einreißen der Zellwand in das Lumen tritt. Neben diesem Sekret werden ähnlich wie in der Samenblase von *Periophthalmus chrysospilos* in einzelnen Zellen große homogene Sekretkugeln gebildet, die sich mit Azan schwach blau färben. Sie bleiben zunächst unverändert in den lockeren Sekretmassen liegen, um wahrscheinlich in dem Samenleiter mit diesen zu einer homogenen Masse zu verschmelzen. Im Samenblasenlumen befinden sich noch einzelne losgelöste Epithelzellen und Lymphocyten, von welchen letztere aus der Bindegewebswand durch das Epithel eingewandert sind.

An den Blindschläuchen sind im Vergleich zu *S. alboguttatus* keine Besonderheiten festzustellen.

20. Blennius sphinx Cuv. u. Val.

Stimmen auch die männlichen Geschlechtsorgane von *Bl. sphinx* in ihrem äußeren Bau teilweise mit denjenigen der anderen *Blennius*-Arten vollständig überein, so sind an ihnen durch das Fehlen des Nebenhodens und die Ausbildung eines Lipoid- und Fettkörpers wichtige Veränderungen eingetreten, welche es rechtfertigen, diese Art erst an dieser Stelle in Zusammenhang mit einigen *Salarias*-Arten zu besprechen.

An den langgestreckten, ovalen Hoden (Abb. 81,) sind wieder äußerlich zwei Teile zu unterscheiden, von welchen der innere (*Fk.*) sich schon bei der Präparation durch seine gelbliche Färbung vom äußeren Teil abhebt. Doch handelt es sich nicht wie bei den vorher beschriebenen *Blennius*-Arten um einen Nebenhoden, sondern an dessen Stelle ist ein Fettkörper getreten, durch den die samenableitenden Kanälchen gehen, um erst am Hilus in den Samenleiter zu münden. Der Samenleiter (*Vd.*) besitzt kein ausgesprochenes Zwischenstück und ist blasenartig aufgetrieben. Die Blindschläuche (*Bld.*) vereinigen sich mit dem unpaaren Endabschnitt des Samenleiters, welcher in einer kleinen grubenförmigen Vertiefung an der Spitze der Urogenitalpapille mündet. In dieser Vertiefung liegt auch die Mündung des Harnleiters.

Der Fettkörper ist von zahlreichen Kapillaren durchzogen und zeigt in seinem feineren Bau im Vergleich zu demjenigen der Amphibien keine

wesentlichen Unterschiede, wie es aus Abb. 82 zu ersehen ist, welche einen Ausschnitt aus der Umgebung eines Spermatozoen enthaltenden Samenkanälchens darstellt. Die großen polymorphen Zellen weisen keine deutlich erkennbaren Zellgrenzen auf und besitzen in ihrer Mitte in Gestalt eines großen Tropfens das Fett (*Fv.*), das bei Konservierung mit Susa und gewöhnlicher Einbettung über Chloroform vollständig herausgelöst wird. Plasmatische Reste scheinen in den Tropfen nicht vorhanden zu sein. Diese Fettropfen werden von einem schmalen Plasmasaum umgeben, der zahlreiche feine, netzförmig angeordnete

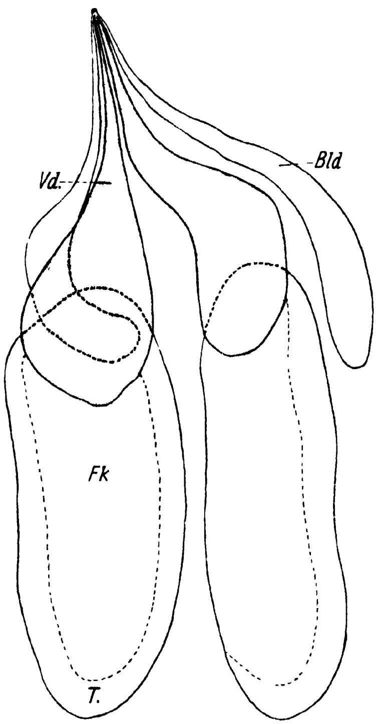


Abb. 81

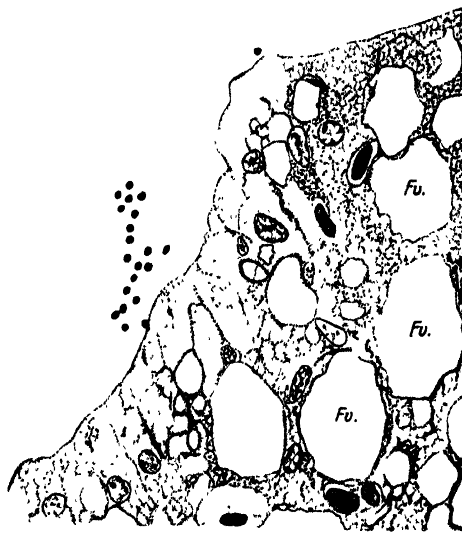


Abb. 82

Abb. 81. Männliche Geschlechtsorgane von *B. sphinx*. Wie Abb. 48

Abb. 82. Querschnitt aus dem Fettkörper von *B. sphinx*. Krk, 20. V. 1929. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. Zeiss Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 7×, Tblg. 152. Auf ⅗ verkl. *Fv* durch Herauslösen von Fett entstandene Vakuolen

Körnchen enthält. Der Kern ist ganz an die Peripherie verlagert. Er enthält zahlreiche Nucleolarbrocken, die mitunter zu einem unregelmäßig geformten Nucleolus zusammengeflossen sein können. Eine ähnliche Form besitzen auch diejenigen Zellen, welche die Samenkanälchen begrenzen. Nur sind in ihnen die Fettropfen kleiner, mitunter sogar mehrere in einer Zelle enthalten. Die Form dieser Zellen im Schnitt ist auch mehr rechteckig, und der Kern ist nicht ganz in eine Ecke gedrängt. Nach dem

freien Samenleiterabschnitt zu werden diese Zellen höher und regelmäßiger, so daß man hier wieder von einem Epithel sprechen kann. Meistens fehlen diesen epithelartigen Zellen die Fettropfen. Doch sind ihre Grenzen ebenfalls nicht immer deutlich ausgebildet. Das Plasma ist von einem feinkörnigen Netzwerk durchsetzt. Die Kerne sind rundlich, mitunter leicht eingedellt, und die Verteilung der Nucleolarsubstanz ist insofern regelmäßiger geworden, als meistens ein großer kompakter Nucleolus auftritt.

Ein wesentlich anderes Bild zeigen die Hoden eines noch jungen Tieres von 3,2 cm Länge. Sie sind im Querschnitt (Abb. 83) dreieckig,



Abb. 83. Querschnitt durch den Hoden eines 3,2 cm langen Männchens von *B. sphinx*. Krk, 23. V. 1929. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. LEITZ Obj. 7, ZEISS Komp. Oc. 10×, Tblg. 140. Auf 2/3 verkl. *Bdgb.* Bindegewebe, *Vd.* Samenleiter.

mit leicht abgerundeten Ecken und enthalten nur wenige Kanälchen, in welchen in der Mitte freie Spermatozoen liegen, deren Wände aber vollständig mit Spermatogonien und Spermatocytencysten besetzt sind. Interstitielle Zellen sind nicht nachzuweisen. Ferner fehlt diesem Tier vollständig der Fettkörper. Ebenso sind in den Zellen der Hilusgegend keine Veränderungen zu erkennen, aus welchen auf eine Umwandlung in Fettgewebe geschlossen werden könnte. Die ventrale, den Samenleiter (*Vd.*) enthaltende Ecke ist von lockeren Bindegewebsfasern (*Bdgb.*) eingenommen, welche sich dorsalwärts zwischen den Samenkanälchen fortsetzen. In dem Bindegewebe sind keine Anhäufungen indifferenter Zellen vorhanden. Nur um die ausführenden Teile der Samenkanälchen liegen größere Zellkomplexe, die ein epitheliales Aussehen besitzen. Die

Kerne sind länglich oval und enthalten ein unregelmäßiges Chromatin netz, das im mittleren Teil durch Einlagerung von Nucleolarsubstanz verstärkt ist. Diese Zellen unterscheiden sich meistens von den Urkeimzellen durch das Fehlen eines kompakten Nucleolus. Ebenso weichen sie durch ihre Form wesentlich von letzteren ab, wenn auch solche Zellen zu beobachten sind, die in ihrer Größe und in der Gestalt des Kernes den Urkeimzellen vollständig gleichen.

Das Epithel der den Fettkörper durchziehenden Samenkanälchen geht ohne Einschaltung eines besonderen Zwischenstückes in dasjenige des eigentlichen Samenleiters über. Dieser besitzt einen ähnlichen Bau wie derjenige von *Bl. pavo.* Basalzellen sind in ihm nur sehr wenig vorhanden. Sie liegen meistens einzeln und bilden keine zusammenhängenden Reihen. Die Epithelzellen sind etwa 30–40 μ hoch und 5–8 μ breit und enthalten in feinen Reihen, welche besonders dicht im peripheren Teil liegen, die Prosekretkörner. Diese verflüssigen sich und sammeln sich zuerst auf der äußeren Seite der Zellmembran in homogenen Blasen an, welche sich teilweise abschnüren und ihren Inhalt durch Platzen entleeren. In letzterem Falle bleibt die Wandmembran der Bläschen zurück und legt sich zu einem cilienartigen Gebilde zusammen. Neben diesem homogenen, sich leicht mit Azan blau färbenden Sekret entstehen in den Zellen durch Verschmelzen kleiner Tropfen Fett- und Lipoidkugeln, die nach Fixierung mit Susa als Vakuolen erscheinen, welche an der Peripherie einen schmalen Streifen koagulierten Eiweißes enthalten.

Neben dem Vorhandensein dieser Fett- und Lipoidkugeln unterscheidet sich das Epithel von demjenigen von *Bl. pavo* noch durch die zweikernigen Zellen. Die Kerne sind gewöhnlich rund und je nach dem Sekretionszustand der Zelle basal oder peripher gelagert. Sie enthalten einen größeren Nucleolus, der mitunter in feinere Brocken zerfallen sein kann. In ruhenden Zellen ist oft ein ovaler Kern vorhanden, in welchem der Nucleolus in zwei Teile geteilt ist, die voneinander wegwandern und peripher in Richtung der großen Achse zu liegen kommen. Solche Kerne schnüren sich später durch, so daß zunächst zweikernige Epithelzellen entstehen. Da diese sich aber nicht zu teilen scheinen, kommt es wahrscheinlich zur Degeneration eines dieser Kerne, worauf besonders die Chromatin- und Nucleolarverklumpung in ihnen hinweisen.

Im cranialen Bereich des Analpfropfes beginnt der Endabschnitt des Samenleiters, dessen Epithel in dasjenige des Hauptteiles allmählich übergeht. Das Epithel des ersteren ist in vier bis fünf Falten gelegt, in welche sich nur in geringem Umfange Bindegewebsfasern hineinschieben,

so daß die Faltenbildung hauptsächlich durch die verschiedene Höhe des Epithels bedingt wird, wie es z. B. bei *Bl. pavo*, wenn auch nicht so stark ausgeprägt, auftritt.

Die das Epithel umgebende Wandung des Samenleiters ist verhältnismäßig schmal und setzt sich nur aus einer Schicht zusammen, in welcher glatte Muskelzellen und Bindegewebsfasern nebeneinanderliegen, ohne daß es zur Bildung eines besonderen Muskelringes gekommen ist.

Die Blindschläuche sind von einer 3—8 μ breiten Bindegewebsschicht umgeben (Taf. 3, Abb. 18, *Bdgb.*), in welcher einzelne glatte Muskelfasern auftreten. Die Kapillaren ziehen an die Basalmembran und wölben diese leicht in das Epithel vor, ohne jedoch zwischen die Epithelzellen zu dringen. Das Epithel ist nicht in Falten gelegt. Es besteht aus einer Schicht — Basalzellen sind nicht vorhanden —, welche sich aus 20—25 μ hohen und 6—8 μ breiten Zellen zusammensetzt, die im Gegensatz zu denjenigen der vorher behandelten *Blennius*-Arten rege Sekretionserscheinungen aufweisen. Jede Zelle enthält nur einen Kern, der rundlich bis länglich oval und leicht eingedellt ist. Die Kerne liegen meistens zentral, seltener basal und sind von einem feinkörnigen Plasma umgeben. Im basalen Teil der Zellen liegen die mit Azan sich rot färbenden Körner dicht und unregelmäßig nebeneinander. In der Nähe des Kernes ordnen sie sich zu kurzen Strängen, die eine körnchenfreie Plasmazone einschließen. Dieses Maschenwerk wird im distalen Teil immer gröber und behält seine Gestalt auch an der Zellmembran bei, ohne daß es hier zu einer Verflüssigung der Körnchen kommt. Vielmehr treten sie ohne Veränderung ihrer Gestalt aus der Zelle, indem sie zunächst die Zellmembran vorwölben und sie dann zerreißen. So gelangt ein Teil der Körnchen in das Lumen, wobei sie sich verflüssigen. Denn sie liegen hier in großen Tropfen in einer homogenen Masse, die sich mit Azan rötlichbraun färbt und welche keine Schleimreaktion gibt. Allmählich scheinen immer weitere Körnchen der Verflüssigung anheim zu fallen, da die in der Nähe der Mündungsstelle gelegenen Sekrettropfen nur einzelne Körner enthalten.

Nach der Mündung in den unpaaren Samenleiter zu wird das Epithel niedriger. Die Kerne haben eine hauptsächlich runde, bläschenartige Form angenommen und enthalten einen häufig zentral gelegenen Nucleolus. Das Plasma ist in diesen Zellen fein gekörnt. Doch liegen die Körner regellos nebeneinander. Ein Ausstoßen oder Verflüssigen derselben findet nicht statt.

Die kleine, an der Spitze von dem Sinus urogenitalis durchbohrte Urogenitalpapille (Abb. 84, *Up.*), besitzt die Gestalt eines stumpfen Kegels. Caudalwärts in einiger Entfernung von ihr liegt die Basis des ersten Flossenstachels (A_1), der durch Verbreiterung und Verdickung der Epidermis die bereits vorher genauer beschriebene keulenartige Form aufweist, welche auch dem zweiten Stachel (A_2) eigen ist. Fehlt diese keulenartige Verdickung, wie z. B. bei dem eingangs beschriebenen jungen Männchen ohne Fettkörper, dann sind beide Strahlen zylindrisch, mit abgerundeter Spitze, worauf bereits von GUITEL (1893) hingewiesen wird.



Abb. 84. Männliches Analfeld von *B. sphinx*. Wie Abb. 54.

In ihrem feineren Bau gleicht die Urogenitalpapille derjenigen von *Bl. pavo*. Nur die Epidermis weicht von der letzterer Art insofern ab, als sie denselben Bau wie die Bauchhaut besitzt, der gesamte epidermale Teil also aus dicht nebeneinander liegenden Schleimzellen besteht, zwischen welchen Eiweiß- und Sinneszellen gänzlich fehlen.

Die Weichstrahlen der Analflosse zeigen unter einer stachligen Spitze einen dreieckigen Wulst, welcher auf der vorderen Seite leicht basalwärts gebogen ist und allmählich in der Epidermis verläuft. Diese wulstartige Verdickung wird hauptsächlich durch starke Verhornung der oberflächlichen Epidermisschicht bedingt, so daß eine Art cuticularer Scheide geschaffen wird, wie sie z. B., wenn auch in anderer Ausbildung, an den Bauchflossen der Salariiden vorkommt (HARMS 1929). Abb. 19, Taf. 3 stellt einen Querschnitt durch den distalen Teil eines Weichstrahles dar, welcher mit Azan gefärbt wurde. Auf den Faserknorpel, welcher dem Flossenstrahl anliegt, folgt eine gefäßreiche Schicht lockeren Bindegewebes, in welcher sich Chromatophoren befinden. Sie liegen dicht unter dem Corium (*Co.*), welches nur eine schmale, aus wenigen Fasern zusammengesetzte Schicht bildet, von der sich die Basalmembran nicht deutlich abhebt. Ihr sitzen die Zellen des Stratum germinativum (*Strg.*) auf, die rechteckig bis kurz zylindrisch sind. Sie besitzen einen großen, runden oder ovalen, mitunter leicht eingedellten Kern, der von einem feinkörnigen Plasma umgeben ist, und setzen sich in die Schicht von »rudimentären Zellen« (HARMS) fort. Diesen sitzt eine Schicht hoher zylindrischer Zellen auf (*Cyz.*), welche die Matrix für die Cuticula abgeben und die sich auch in ihrem feineren Bau von den übrigen epider-

malen Zellen unterscheiden. Sie besitzen einen länglich ovalen, stets basal gelegenen Kern, der in seiner Breite fast die ganze Zelle ausfüllt. Diese Kerne enthalten in einem grobmaschigen Chromatinnetz einen größeren, meistens zentral gelegenen Nucleolus. Sie liegen in einem grobkörnigen Plasma, in welchem die Körnchen nach der Peripherie zu in Reihen angeordnet sind. Diese Zellen senden nach außen lange, sichelförmige Vorwölbungen, welche mit diesen Körnchen dicht angefüllt sind, so daß sie sich mit Azan ganz rotbraun färben. Die Spitzen ragen in die eigentliche Cuticula hinein, welche sich mit VAN GIESON rötlichgelb, mit Azan rotbraun bis rot färbt. In ihr sind noch teilweise kleine Schollen zu erkennen, die aber größtenteils miteinander verschmolzen sind. Diese Cuticula wird nach außen von einer schmalen Sekretschicht bedeckt, die sich mit Azan bläulich färbt, jedoch mit Mucikarmin keine Reaktion gibt. Eine derartige Schicht umgibt auch stellenweise die sichelartigen Fortsätze der Matrixzellen.

Diese Cuticula, die vielleicht, ähnlich wie die Perlorgane der Cypriniden, als zyklisches sekundäres Geschlechtsmerkmal anzusehen ist, was noch genauer festgestellt werden müßte, scheint nach der Brunst der Ruckbildung anheim zu fallen.

Bereits bei Tieren, die noch Haufen von lockeren Spermatozoen in den Samenkanälchen enthalten, zerfällt diese Schicht in ein mit Azan sich blau färbendes Sekret. Dieser Zerfallsprozeß geht von innen nach außen vor sich und ergreift zunächst die peripher gelegenen Zellen. Die cuticulare Substanz wandelt sich in eine sekretartige Masse um, wobei zunächst noch in der Mitte eine schmale, faserartige, mit dicht nebeneinander liegenden Körnchen versehene Brücke zwischen den Matrixzellen und der Peripherie der Cuticula bestehen bleibt. Diese Brücke ist gewöhnlich an ihrer äußeren Seite verankert, so daß sie, wenn an der Basis des Höckers der Zerfallsprozeß einsetzt, zunächst für ihn noch eine Stütze bilden kann. Allmählich wird auch diese Brücke aufgelöst, und zwar zuerst wieder an der Basis, wodurch die distal zusammenhängende Cuticula vorläufig eine Stütze in der festen sekretartigen Masse findet. Doch wird diese am Rande immer dünnflüssiger, und zwar in dem Grade, wie sich die distalen Teile auflösen, um schließlich vollkommen abgelöst zu werden.

Wieweit an diesem Rückbildungsprozeß auch die Matrixzellen beteiligt sind, war nicht festzustellen. Zwar degenerieren an ihnen die sichelartigen Fortsätze vollständig, so daß zunächst noch eine hohe prismatische Zellschicht übrigbleibt, die keinen deutlich wahrnehmbaren Cuticularsaum aufweist. Doch konnte ihr weiteres Schicksal nicht

verfolgt werden, so daß die Frage, ob sie aus sich selbst heraus wieder regenerieren und zur erneuten Bildung einer cuticulaartigen Schicht fähig sind, oder ob sie vollständig degenerieren und durch Zellen der unter ihnen liegenden rudimentären Schicht ersetzt werden, noch unbeantwortet bleiben muß.

Die weiblichen Geschlechtsorgane besitzen den für die Blenniiden charakteristischen Bau. Die Urogenitalpapille ist sehr gut von GUITEL (1893) auf Taf. 29, Fig. 7 abgebildet worden, so daß sich eine erneute Abbildung erübrigt. Das Urogenitalfeld ist demjenigen von *Bl. zvonimiri* sehr ähnlich und unterscheidet sich von diesem hauptsächlich durch die stumpf kegelförmigen Analflossenstacheln und durch die Ausbildung eines äußeren Hautwulstes, welcher sich an seinem caudalen Ende bei *Bl. sphinx* nicht in die Epidermis des zweiten Stachels fortsetzt und in dem hinteren Teil neben der trennenden Furche keine kleinen, dachziegelartigen Wülste bildet.

Die zyklischen sekundären Geschlechtsmerkmale, welche besonders in der Färbung der Tiere zum Ausdruck kommen, sind bereits von GUITEL (1893) beschrieben worden. Auch CUVIER und VALENCIENNES bringen bereits eine gute Abbildung eines Männchens im Hochzeitskleid und CANESTRINI, nach der Ausbildung des vorderen Strahlenteiles der Rückenflosse zu schließen, diejenige von einem Weibchen. Da aber die von mir untersuchten Tiere von diesen Beschreibungen einzelne Abweichungen aufweisen, so sollen die Unterschiede in der Färbung und in dem Bau des Körpers beider Geschlechter noch einmal kurz zusammengestellt werden.

♂	♀
Der vordere, stachlige Teil der Rückenflosse ist bedeutend höher als der aus articulierten Strahlen bestehende. Der erste Strahl ist ungefähr 1,5 mal so hoch als der erste des biegsamen Feldes; doch nehmen die nächsten allmählich an Höhe ab, so daß der letzte stachlige Strahl etwas kürzer als der erste biegsame ist.	Die beiden Teile der Rückenflosse sind ungefähr gleich hoch und im Verhältnis zur Körperhöhe stets niedriger als diejenigen des Männchens.
Körperfarbe.	
Stets leuchtender als beim Weibchen. Die Schrägstreifen sind meistens von schmalen, leuchtend violetten Bändern eingefaßt.	Gelblich grün, fein weiß marmoriert, mit hell olivgrünen Schrägstreifen, die in der Mitte einen schmalen hellblauen Streifen enthalten.
Rückenflosse.	
Das Feld der stachligen Strahlen besitzt in seinem basalen Teil breite,	Das Feld der stachligen Strahlen zeigt auf hellem, durchsichtigem Felde fünf

♂	♀
dunkelbraune bis schwarze Bänder, welche schrag nach hinten gerichtet sind und in die Langsstreifen des Rumpfes übergehen. Der hintere Teil der Flosse weist auf schwarzem Felde vier bis funf weiße, blaugetupfelte Schragstreifen auf. Das Feld der biegsamen Strahlen ist einförmig dunkelgelb mit schwarzen und blauen, unregelmaßig angeordneten Flachen.	bis sechs aus schwarzen Flecken bestehende Schrägstreifen, die nur auf den Strahlen liegen. Zwischen ihnen sind hellgraue Flecken vorhanden. Das Feld der biegsamen Strahlen besitzt durchsichtige Interradialmembranen. Auf den Strahlen befinden sich längliche, schwarze Flecken, die durch dunkelgraue Tupfel getrennt werden.
Bauchflossen.	
Goldgelb.	Hellgelb mit grunbraunen Flecken und durchsichtigem Strahlenfeld.
Afterflosse.	
Gelb mit schwarzem Rande und bläulichweiß schimmernden Hautverdikkungen an den Strahlenspitzen.	Hellgelb, mit schwarzen Flecken an der Basis und dunklen Ringen um die Strahlenspitze.

Die Augententakel des Männchens sind gewöhnlich länger als diejenigen des Weibchens. Doch trifft man mitunter Tiere an, welche kürzere Tentakel als die Weibchen besitzen, wie es bereits Guitel angibt.

21. Salarias kirkii Gthr.

Die männlichen Geschlechtsorgane dieser Art ähneln in ihrem äußeren Bau sehr stark denjenigen von *Blennius sphinx*. Auf der inneren Seite des langgestreckten Hodens (Abb. 85, *T.*) liegt ein großer Fettkörper, durch welchen die Samenkanälchen zu dem auf seiner Innenseite gelegenen Samenleiter ziehen. Die beiden Samenleiter (*Vd.*) münden dicht nebeneinander in einen Sinus urogenitalis, in welchen, neben dem Harnleiter, auch die beiden stark gewundenen, dünnen Blindschläuche (*Bld.*) eintreten. Der Sinus urogenitalis liegt an der Spitze der spatelförmigen Urogenitalpapille (Abb. 86a, *Up.*), welche in dorsoventraler Richtung stark abgeplattet ist. Ihre Basis wird teilweise von den Falten des Analfeldes bedeckt. Mit ihrem caudalen Ende liegt sie der Basis der ersten Analflossenstachels (A_1) auf, welcher kürzer als der zweite (A_2), aber trotzdem gut entwickelt ist. Der zweite Analflossenstachel ist wiederum etwas kürzer als die übrigen beweglichen Strahlen.

In den Hoden der untersuchten Tiere (Abb. 87, *T.*) ist die Spermatogenese beendet. Die Samenkanälchen, an deren Wänden einzelne Spermatocyten- und Spermatogoniencysten auftreten, sind vollständig mit Spermatozoen gefüllt, welche bereits in das Lumen des Samenleiters eingedrungen sind.

Der Hoden liegt als schmale Kappe dem mächtig entwickelten Fettkörper (*Fk.*) auf, welcher ähnlich wie derjenige von *Bl. sphinx* gebaut ist. Durch ihn ziehen die ableitenden Samenkanälchen, die mit einem flachen Epithel ausgekleidet sind, welches stellenweise einen endothelartigen Charakter annimmt. Auf der inneren, freien Seite des Fettkörpers, an welcher die Zellen an Stelle des Fettes lipoidartige Substanzen enthalten, wird das Epithel der ableitenden Samenkanälchen höher, und es geht allmählich in dasjenige des Zwischenstückes des Samenleiters über. Dieses ist 5—7 μ hoch und 4—8 μ breit, stellenweise von kubischer Gestalt und besitzt große, chromatinreiche Kerne, in welchen der Nucleolus meistens in mehreren Brocken in dem Chromatinnetz liegt. Das Plasma ist fein granuliert. Ein Austritt von Sekret aus den Zellen des Zwischenstückes konnte nicht beobachtet werden.

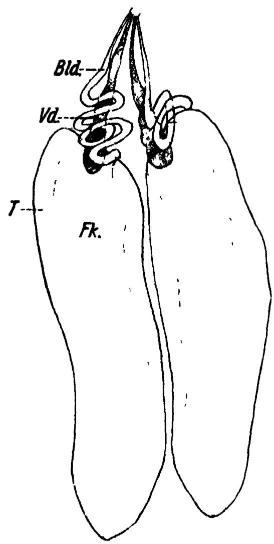
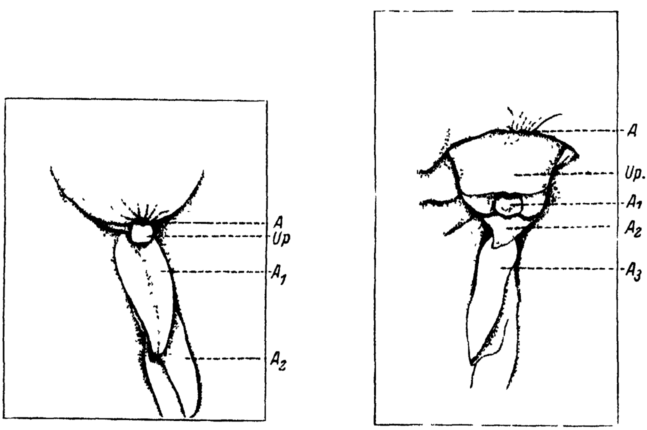


Abb. 85 Männliche Geschlechtsorgane von *Salarias kirkii*. Vergr 4,7×. Wie Abb. 48

Der eigentliche Samenleiterabschnitt ist ein breites Rohr, welches im Querschnitt dreieckig ist und stark abgerundete Ecken besitzt. Es enthält in der Mitte ein großes Lumen, um welches zahlreiche schräge und ringartig angeordnete Epithelfalten liegen, so daß kleinere taschenartige Aus-



a b

Abb 86 Männliches (a) und weibliches (b) Analfeld von *S. kirkii*. Vergr. 8 ×. Wie Abb. 54.

buchtungen gebildet werden. Das Epithel ist an den Stellen, an welchen die Wände stark kontrahiert sind, bis 10 μ hoch, um bei starker Dehnung bis auf 6 μ Höhe zurückzugehen, wobei die Zellen eine pflasterartige Gestalt annehmen. Der Kern liegt entsprechend dem Füllungszustand des Plasmas mit Prosekretkörnern entweder in der Mitte oder ist an die Basis gerückt. Das Sekret wird in feinen, durch die Zellwand tretenden Tropfen an das Lumen abgegeben, in welchem sie nur teilweise verschmelzen. Sie enthalten zunächst zahlreiche Prosekretkörner, welche sich aber mit dem Weitertransport des Sekretes verflüssigen.

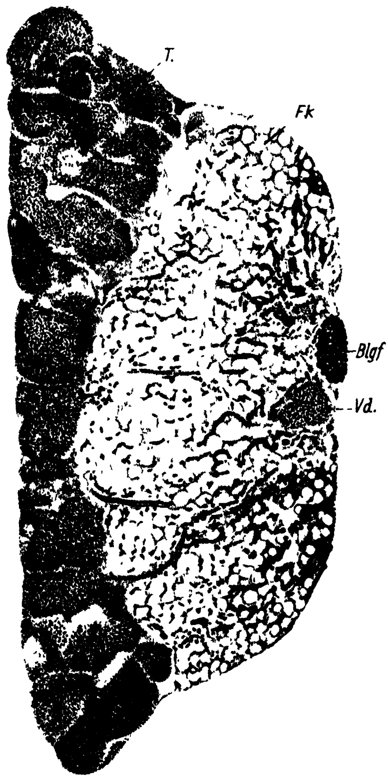


Abb. 87. Querschnitt durch den Hoden von *S. kuhu*. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr 60×. *Fk* Fett- und Lipoidkörper, *T* Hoden, *Vd.* Samenleiter

Die Wandung des Samenleiters besteht aus einer breiten Bindegewebsschicht, in welcher sich einzelne glatte Muskelfasern, kleine Gefäße und Kapillaren vorfinden. Das Bindegewebe schiebt sich in die Spitzen der Falten hinein. Caudalwärts werden die Falten flacher und nehmen am Endabschnitt diejenige Form an, wie sie für die Salariiden charakteristisch ist.

Die dünnen Blindschläuche sind mit einer schmalen Bindegewebswandung versehen, in welcher glatte Muskelfasern nicht festzustellen sind. Das kubische bis pflasterartige Epithel, das höchstens 4—6 μ hoch ist, wird durch vorspringende Bindegewebszüge in leichte Falten gelegt. Eine Sekretbildung ist in den Epithelzellen nicht zu beobachten. Ebenso ist in dem Lumen kein Sekret vorhanden. Im Analpfropf treten, ähnlich wie im Endabschnitt des Samenleiters, gut entwickelte, epitheliale Längsfalten auf.

Die weiblichen Geschlechtsorgane weisen in ihrem Bau im Vergleich zu den anderen Salariiden keine Abweichungen auf. An der Eintrittsstelle in den Analpfropf vereinigen sich die Eileiter zu einem unpaaren Gang, in dessen caudalen Teil der Harnleiter eintritt. So ent-

steht ein 40—50 μ langer Sinus urogenitalis, der ectodermaler Herkunft ist. Die Urogenitalpapille (Abb. 86 b, *Up.*) stellt einen breiten, flachen Wulst dar, welcher sich dicht hinter dem After erhebt und am Ende unter geringer Verschmälerung fast geradlinig begrenzt ist. Dieser Wulst bedeckt die Basis des ersten, papillenartigen, von einer dicken Haut umgebenen Analflossenstachels (A_1), welcher in einer von Wülsten begrenzten Vertiefung liegt. An seinem Ende erhebt sich der kurze, schief dreieckige zweite Stachel (A_2), welcher der Basis des ersten beweglichen Stachels aufliegt.

22. Salarias bilitoennsis Blkr.

Im Vergleich zu *S. kirkii* ist bei dieser Art im äußeren Bau der Geschlechtsorgane insofern eine Veränderung eingetreten, als die Blindschläuche auf jeder Seite wie bei *Bl. gattorugine* verzweigt sind. Die männliche Urogenitalpapille ist kegelförmig, in dorsoventraler Richtung abgeflacht und besitzt eine breitere Spitze, welche in der Mitte leicht eingekerbt ist. In diesem Spalt liegt die Mündung der zu einem unpaaren Endabschnitt vereinigten Harn- und Geschlechtsorgane. Das Ende der Urogenitalpapille sitzt der Basis des ersten, mittellangen Analflossenstachels auf, der etwas kürzer als der zweite ist. Letzterer ist wiederum kleiner als der erste biegsame Strahl.

Das Lumen der Hodenkanälchen der untersuchten Tiere ist zum größten Teil mit freien Spermatozoen gefüllt, die sich auch in dem caudalen Abschnitt des Samenleiters vorfinden. An den Wänden der Hodenkanälchen liegen vereinzelt Spermatogonien- und Spermatocytencysten und freie Spermatogonien.

Der Fettkörper zeigt in seinem feineren Bau keine Besonderheiten. Der Übergangsabschnitt zum Samenleiter besitzt ein flaches Epithel, während im Hauptteil die Schräg- und Ringfalten wie bei *S. kirkii* ausgebildet sind. Die Epithelzellen des Hauptteiles sind 10—14 μ hoch und 5—8 μ breit. Der große bläschenförmige Kern liegt meistens basal in einem feingekörnten Plasma. In der Peripherie ist in einer breiten Zone das durch Umwandlung und Verschmelzen der Prosekretkörner entstandene Sekret vorhanden, welches die Zellmembran keulenartig in das Lumen vorwölbt, um sich dann in Tropfenform abzuschnüren.

Die Blindschläuche besitzen ein zylinderartiges, der Länge nach gefaltetes Epithel, dessen Zellen 12—15 μ hoch und 3—8 μ breit sind. Die Kerne sind länglich oval und liegen mit der großen Achse senkrecht zur Zellbasis. Sie enthalten ein feines, schwach entwickeltes Chromatinnetz, in welchem einzelne Nucleolarbrocken sich vorfinden, und befinden

sich in einem homogenen Plasma, welches nach der Peripherie der Zelle zu kleine, durch Herauslösen von Lipoiden und Fetten entstandene Vakuolen aufweist. Auch in dem von der Zelle als Tropfen abgegebenen Sekret sind diese Vakuolen stets vorhanden.

Der Endabschnitt der Ausführgänge der Geschlechtsorgane ist wie bei *S. kirkii* gebaut.

23. Salarias andersonii Day.

Die Männchen dieser Art besitzen langgestreckte, nach vorn mehr oder minder spitz zulaufende Hoden (Abb. 88, *T.*), welche kappenartig einem stark entwickelten Fett- und Lipoidkörper aufliegen, durch welchen die ableitenden Samenkanälchen gehen. Diese münden in den der inneren Seite des Fettkörpers aufliegenden Samenleiter, der sich innerhalb desselben bis zu dessen Spitze derart erstreckt, daß er an Totalpräparaten, nach welchen Abb. 88 hergestellt ist, nicht sichtbar wird. Am caudalen Hodenende tritt er an die Oberfläche des Fettkörpers und zieht. blasenartig aufgetrieben und mit leicht gefalteter Wandung unter allmählicher Verschmälerung in die Urogenitalpapille, an deren Spitze er getrennt von dem Samenleiter des anderen Hodens mündet. An seinem mittleren Teil besitzt der Samenleiter auf seiner inneren Seite eine große sackartige Ausstülpung, die Samenblase (*Sbl.*), welche gewöhnlich auf der rechten stärker als auf der linken entwickelt ist. Neben den beiden Mündungen der Samenleiter liegen diejenigen der entsprechenden, ziemlich dünnen Blindschläuche, zwischen welchen sich noch die Öffnung des Harnleiters befindet.

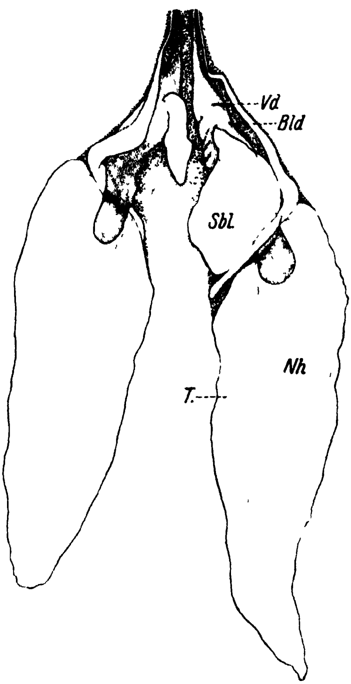


Abb. 88. Männliche Geschlechtsorgane von *S. andersonii*. Vergr. 11×. *Sbl.* Samenblase, *Nh* Fettkörper, sonst wie Abb 48.

Die Samenleiter, Blindschläuche und die Urogenitalpapille zeigen denselben feineren Bau wie bei *S. kirkii*.

Als Neubildung im Vergleich zu dieser Art und zu *S. bilitonensis* ist die Samenblase aufgetreten, welche, wie bei *S. alboguttatus*, *S. unicolor*, *S. dussumieri* und *S. frenatus* wahrscheinlich als eine Ausstülpung des Samenleiters anzusehen ist. Da sie während der Brunstzeit — nur solche Tiere konnten untersucht werden — mit Spermatozoen gefüllt ist, so dient sie wahrscheinlich ebenfalls als Samenspeicher. Sie besitzt eine schmale, aus Bindegewebe bestehende Wand (Abb. 89, *Wd.*), in welcher glatte Muskelzellen in radiärer Anordnung liegen, ohne daß sie einen einheitlichen Muskelring bilden. Die Wandung wird ferner von kleinen Gefäßen und Kapillaren durchzogen, welche sich niemals unter Vorwölbung der Basalmembran zwischen die Epithelzellen schieben.

Die Epithelzellen sind 8—12 μ hoch und 10—15 μ breit und sind mit der freien Seite in das Lumen vorgewölbt (Abb. 89, *E.*). Sie besitzen ein feingekörntes Plasma und enthalten große Vakuolen,



Abb. 89. Querschnitt durch die Wandung der Samenblase von *S. andersonii*. SUSA, Eisenhämatoxylin Säurefuchsin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 ×, Tbgl. 152. Auf 1/5 verkl. *E* Epithel, *Wd.* die aus Bindegewebe und glatten Muskelfasern bestehende Wand.

welche auf das Vorhandensein von Fett- und Lipoidtropfen hinweisen. Diese entstehen durch Verschmelzen von feinen, zunächst im Plasma diffus verstreuten Tropfen. Durch diese Fettropfen wird der große bläschenförmige Kern meistens einseitig eingedrückt und in eine Ecke der Zelle geschoben. Das in den Vakuolen enthaltene Fett wird wahrscheinlich an das Lumen der Samenblase abgegeben werden. Doch konnte dieser Vorgang wegen Fehlens von geeignet konserviertem Material nicht näher untersucht werden.

Die weiblichen Geschlechtsorgane gleichen in ihrem feineren Bau denjenigen von *S. kirkii*. Nur liegen insofern andere Verhältnisse an den Mündungen des Ei- und Harnleiters vor, als der Eileiter auf der inneren Seite der Urogenitalpapille dicht neben dem Harnleiter mündet.

24. Salarias spec.

Am Schlusse des beschreibenden Teils der Geschlechtsorgane der *Blenniiformes* sollen noch diejenigen eines Männchens von *Salarias* erwähnt werden, welches auf Perim gefangen und ohne vorhergehende

Bestimmung in eine Serie zerlegt wurde. Leider stellte es sich bei der Durcharbeitung des Materials heraus, daß diese Art nicht weiter vertreten war, so daß eine Bestimmung nicht möglich ist.

Dieses Tier verdient insofern Beachtung, als die Geschlechtsorgane, wenn man von den Blindschläuchen absieht, als einziger Fall unter den von mir untersuchten *Blenniiformes* nach dem allgemeinen Teleosteertypus gebaut sind. Ein Nebenhoden oder ein Fettkörper fehlen. Die Enden der Hodenkanalchen sind nur am Hilus von einer breiteren Bindegewebsschicht umgeben, in welcher die bei *Blennius pavo* beschriebenen chromaffinen Zellkomplexe vorhanden sind. Der blasig aufgetriebene Samenleiter, an welchem eine samenblasenähnliche Erweiterung nicht ausgebildet ist, wird, ähnlich wie der Samenleiter bei *Gasterosteus* (Lickteig 1913), durch unvollständige Quer- und Längssepten in Kammern geteilt. Er ist mit einem niedrigen, pflasterartigen Epithel ausgekleidet, welches das Sekret in kleinen Tropfen an das mit Spermatozoen gefüllte Lumen abgibt. Dieses ist von einer schmalen, einige glatte Muskelfasern enthaltenden, wenig durchbluteten Bindegewebsschicht umgeben. Die Samenleiter münden getrennt dicht nebeneinander auf der Spitze der kleinen, kegelförmigen Urogenitalpapille.

Ferner sind noch zwei sehr dünne, schlauchartige Blindsäcke vorhanden, die ein niedriges, kubisches Epithel besitzen. Das Lumen ist mit einem homogenen Sekret gefüllt, welches von den Epithelzellen der Blindschlauche selbst gebildet sein muß, da sie nicht in Zusammenhang mit dem Samenleiter zu stehen scheinen.

E. Vergleich der Geschlechtsorgane der Gobiiformes und Blenniiformes mit denjenigen der anderen Teleosteer.

Aus dieser Darstellung der Geschlechtsorgane der verschiedenen Arten der *Gobii*- und *Blenniiformes* ergibt sich, daß die Männchen dieser Familie im Vergleich zu den anderen Teleosteern einen besonders differenzierten Geschlechtsapparat besitzen. Die *Gobiiformes* — nach diesen Untersuchungen glaube ich berechtigt zu sein, alle Vertreter dieser Familie in den Kreis der allgemeinen Betrachtung ziehen zu dürfen — weisen neben dem eigentlichen röhrenartigen Samenleiter noch Samenblasen auf, welche in ihrem Bau mit denjenigen der höheren Wirbeltiere, besonders der Anuren, verglichen werden können. Dem von den Epithelzellen ihrer Kammern gebildeten Sekret fällt die Aufgabe zu, die Lebensdauer der in das Wasser ausgestoßenen Spermatozoen mindestens um die doppelte Zeit zu verlängern. Die Samenleiter besitzen ein sezernierendes Epithel und münden mit einem gemeinsamen Endabschnitt

auf der Spitze der mit einer besonderen Muskulatur und mit gering entwickeltem Schwellgewebe versehenen Urogenitalpapille, welche bei den landlebenden *Bole-* und *Periophthalminae* zu einem besonders erigierbaren und mit einem stark entwickelten Blutschwellgewebe ausgezeichneten Begattungsorgan umgewandelt ist. Auch die in der Epidermis der Urogenitalpapille enthaltenen epidermalen Sinnesknospen müssen als in dem Dienst der Begattung stehend angesehen werden.

Die *Blenniiformes* zeigen teilweise einen noch komplizierteren Bau der männlichen Geschlechtsorgane. Sie sind bei den einzelnen Unterfamilien, sogar bei einzelnen Arten derart verschieden entwickelt, daß nach diesen Untersuchungen eine auf alle *Blenniiformes* sich beziehende Darstellung nicht gegeben werden kann. Am einfachsten sind die Geschlechtsorgane bei *Tripterygium nasus*, *Cristiceps argentatus* und nach Rauther (1909) auch bei *Clinus* gebaut. Sie besitzen einen mit dem Hoden in einer gemeinsamen Peritonealepithelhülle liegenden Nebenhoden, dessen Gange sich zu dem mit einem einschichtigen Epithel versehenen röhrenförmigen Samenleiter vereinigen. Dieser mündet an der Spitze einer kegelförmigen, mit einer besonders entwickelten Muskulatur versehenen Urogenitalpapille, die bei *Clinus* (Günther, Rauther) zu einem penisartigen Copulationsorgan umgewandelt ist. Bei den Vertretern dieser Familie wie auch bei *Cristiceps argentatus* ist der unpaare, craniale Samenleiterabschnitt noch zu einer Samenblase erweitert, welche wahrscheinlich nur als Samenleiter und nicht als Samenspeicher dient. Bei den *Blennius*-Arten ist der Samenleiter mit einem für jede Art spezifischen Epithel ausgekleidet, welches bei *Bl. adriaticus* einen ähnlichen Bau wie dasjenige der Nebenhodenkanalchen der Blindschleiche aufweist und durch das Vorhandensein von Basalzellen ausgezeichnet ist. Ferner treten noch als Anhänge der Samenleiter einfache oder verästelte Blindschläuche, Appendices prostaticae Hyrtls auf, die ebenfalls mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet und bei den verschiedenen Arten verschieden weit entwickelt sind und bei zahlreichen Salariiden nicht in den Samenleiter, sondern neben ihn münden. Bei *Bl. sphinx* und den Salariiden besitzen sie ein sezernierendes Epithel. Doch konnte ihre Funktion nicht geklärt werden. Das Lumen des Samenleiters ist ferner bei den Salariiden durch Faltenbildung und Schlängelung stark vergrößert, während andererseits bei *Bl. sphinx*, *Salarias kirkii*, *S. bilitonensis* und *S. andersonii* der Nebenhoden vollständig rückgebildet und an seine Stelle ein Lipoid- und Fettkörper getreten ist. Ferner kommt es bei *Salarias alboguttatus*, *S. unicolor*, *S. dussumieri*, *S. frenatus* und *S. andersonii* zur Ausbildung einer, wahrscheinlich durch

Ausstülpung des Samenleiters entstandenen Samenblase, welche in ihrem Bau und auch wohl in ihrer Funktion nicht mit derjenigen der *Gobiiformes* verglichen werden kann, da sie, nach ihrer Füllung mit Spermatozoen zu schließen, wahrscheinlich zur Speicherung der Spermien dient.

In Gegensatz zu den kompliziert gebauten männlichen Geschlechtsorganen der *Gobii-* und *Blenniiformes* stehen die weiblichen. Ihnen fehlen jegliche Anhangsdrüsen. Nur das Epithel kann durch besondere Faltenbildung eine verschiedenartige Ausbildung erhalten, die aber sicher auch bei den Weibchen der anderen Teleosteer vorkommt. Da aber letztere nur in geringem Umfange untersucht und die Unterschiede augenscheinlich nur geringfügiger Natur sind, so erübrigt sich vorläufig ein besonderer Vergleich. Bemerkenswert ist ferner, daß die weiblichen *Gobiidae* eine gut entwickelte, als Legeröhre dienende Urogenitalpapille besitzen, welche im Prinzip denselben Bau wie die männliche zeigt. Nur ist die Muskulatur bedeutend stärker entwickelt, wobei die Bindegewebszone bzw. das Schwellgewebe in demselben Umfange rückgebildet sind, um bei den ovoviviparen *Periophthalminae* durch die hauptsächlich aus elastischen Fasern bestehenden Polster eine besondere Ausbildung zu erhalten.

Die Untersuchungen über die männlichen Geschlechtsorgane der anderen Teleosteer sind zwar nicht zahlreicher, aber doch ausführlicher als die über die weiblichen. Doch bedürfen auch sie, besonders bezüglich der tropischen Meeresbewohner, einer eingehenden Bearbeitung, um einen allgemein gültigen Vergleich ziehen zu können.

Ist bei zahlreichen Knochenfischen das Lumen des Samenleiters ein einfaches, mit einschichtigem Epithel ausgekleidetes Rohr, so kann es bei anderen Arten etwas komplizierter gebaut sein. So wird es nach Weisshaupt (1926) bei *Alburnus lucidus*, *Carassius* und *Esox* durch zahlreiche Vorsprünge der Wand zerklüftet, wodurch es in ein System von kommunizierenden Röhren zerlegt wird. Die Samenleiter vereinigen sich dann zu dem unpaaren, ebenfalls mit Wandvorsprüngen ausgestatteten Endabschnitt. Ähnlich scheinen auch nach Lickteig (1913) die Verhältnisse bei *Gasterosteus* zu liegen. Doch fehlen ausführliche Untersuchungen über den Bau und die Funktion des Samenleiterepithels, denn Weisshaupt (1925) gibt nur an, daß bei *Cobitis fossilis* das einschichtige, einreihige Epithel zylindrisch, bei *Alburnus* dagegen mehr kubisch gestaltet ist. Bei *Xiphophorus striatus*, *Belonesox belizanus*, *Platypoecilus maculatus* u. a. viviparen Cyprinodontiden ist das Lumen des Samenleiters nach Langer (1913) mit einem stark entwickelten

Drüsenepithel ausgekleidet, das, je weiter dem Ende zu, immer mehr zottenförmig hervorragt und jedenfalls zur Ausscheidung der zum Zusammenhalten der Spermatozeugmen dienenden Kittmasse benützt wird.

Noch weniger ausführlich sind die Untersuchungen der Anhangsgebilde der Samenleiter, bei welchen bis heute eine eingehende histologische Darstellung fast ganz aussteht. Bereits Hyrtl (1850) erwähnt, daß bei *Mullus barbatus* die Samenleiter sich zu kleinen, elliptischen Bläschen erweitern. Diese liegen an der unteren Wand des hinteren Abschnittes der großen Harnblase und gehen in einen kurzen, gemeinsamen Ausführgang über, der hinter dem After mündet. Bei *Cobitis fossilis* setzen sich die Hoden in feine Samenleiter fort, welche in einer über dem After gelegenen und mit dessen Rückseite verwachsenen, dickwandigen, fleischig birnförmigen Samenblase enden. Diese mündet mittels eines Ductus ejaculatorius auf einer, an der hinteren Wand des Afters befindlichen Urogenitalpapille. Nach Disselhorst (1904) erhält das Lumen der Samenblase durch eine Anzahl feiner Fäden und Balken das Aussehen eines zierlichen, vielzelligen Maschenwerks, welches selbst im aufgeblasenen Zustande keine größere Höhle zum Vorschein kommen läßt. Ferner kommt noch bei *Esox lucius* nach Disselhorst eine vollständige, wohl ausgebildete Samenblase vor. Sie liegt dorsal von der Harnblase und mündet mit einem kurzen Stiel in das Kloakenrohr. Doch konnte er dieses Gebilde nur bei einem besonders großen Tier während der Laichzeit finden. Bei anderen, kleineren Hechten war die Samenblase nicht nachweisbar. Deshalb kommt Disselhorst zu dem Schluß, daß nur bei einigen Arten der Knochenfische akzessorische Anhänge der Geschlechtsorgane vorkommen und daß sie hier wohl nirgends einen drüsigen Charakter besitzen, sondern als einfache, erst in der Laichzeit entstehende und mit Ablauf derselben verschwindende Samenbehälter anzusehen sind. Diese Anschauung mag vielleicht für die zuletzt angeführten Arten zutreffen. Auf die Geschlechtsorgane der *Gobii-* und *Blenniiformes* ist sie jedoch keineswegs anwendbar. Vielleicht auch nicht auf die männlichen Geschlechtsorgane von *Gasterosteus aculeatus* L., für welche nach Titschack (1921) eine Prostata charakteristisch ist, die den typischen Bau wie bei anderen Wirbeltieren zeigt. Da aber über ihren Bau, ihre Funktion und ihr jahreszyklisches Verhalten von Titschack keine näheren Angaben gemacht werden, so ist ein Vergleich mit den akzessorischen Geschlechtsorganen anderer Teleosteer nicht möglich.

Ebenso ist die Urogenitalpapille der Blenniiden, – soweit über dieses Organ Untersuchungen vorliegen — besonders kompliziert ge-

baut. Zwar ist bei den viviparen Cyprinodontiden ebenfalls ein Kopulationsorgan, das Gonopodium, vorhanden. Doch stellt es nur die mit einer Rinne versehenen und häufig miteinander verschmolzenen dritten bis fünften Analflossenstrahlen dar (PHILIPPI 1909, LANGER 1913), welche das Sperma weiterleiten, wobei die Genitalöffnung direkt vor der Analflosse liegt. Dagegen ist bei *Anableps* das Gonopodium röhrenförmig gestaltet (HYRTL), so daß der Urogenitalgang sich in diese Röhre hineinverlängert und die Genitalöffnung an die Spitze dieser Papille zu liegen kommt.

In den meisten Fällen öffnen sich dagegen Samen- und Eileiter mit zwei zu beiden Seiten des Afters oder hinter demselben in einer Grube liegenden Poren, oder es ist eine Urogenitalpapille ausgebildet, wie z. B. bei *Gadus*, bei einigen Siluriden, bei *Cottus gobio* u. a. Bei dem Weibchen des Bitterlings (*Rhodeus amarus*) ist vor der Afterflosse eine Legeröhre vorhanden, die nur während der Laichzeit voll entwickelt ist und nach NOLL (1877) nach dem Ablaichen innerhalb einiger Tage bis auf einen stumpfen, walzenförmigen Ansatz rückgebildet wird. Diese rasche Entwicklung der Legeröhre ist nach ULMANN (1923) nur durch den Füllungszustand der Gefäße und der lymphatischen Hohlräume bedingt. Denn in dem Maße, wie die Legeröhre sich verlängert, strecken sich die gewundenen Gefäße in die Länge, und die epidermalen Schichten an der Basis der Papille werden flacher.

Die Legeröhre ist von einer nicht besonders differenzierten Epidermis umgeben, unter welcher eine breitere Coriumschicht liegt, an der eine Ring- und eine vascularisierte Schicht vom Bau des Schwellgewebes unterschieden werden können. In ihnen befinden sich epitheliale Endkörperchen, welche den MEISSNERschen Körperchen ähnlich sind und die wahrscheinlich zur Regelung des Blutdruckes oder zur Regelung des Eidurchtrittes dienen. Diese Unterhaut legt sich direkt dem Epithel des Ei- und Harnleiters an. Quergestreifte Muskeln, wie sie nach LEYDIG (1892) in der bindegewebigen Wand der Röhre ein Netzwerk bilden sollen, fehlen. Nur an ihrer Basis sind ein aus quergestreiften Fasern bestehender Schließmuskel und ein Musculus retractor vorhanden.

Dagegen ist die Urogenitalpapille des Weibchens von *Crenilabrus* spec. nach ULMANN (1923) nur ein kleines, stumpf kegelförmiges und dunkel pigmentiertes Gebilde. Der Ei- und der Harnleiter verlaufen innerhalb der Papille getrennt nebeneinander und münden an ihrer Spitze mit je einem besonderen Porus, derart, daß der Porus genitalis vor dem Uretralporus zu liegen kommt. Die beiden Gänge sind von

einer gemeinsamen äußeren Ring- und inneren Längsmuskelschicht umgeben, welche sich aus quergestreiften Fasern zusammensetzen. Sie werden nach der Basis der Papille zu dünner, und die äußere Lage geht schließlich in die Muskulatur der Bauchwand über, während sich die innere im retroperitonealen Bindegewebe verliert. Zwischen dem Epithel des Ei- und des Harnleiters und der Längsmuskelschicht liegt die reichlich vascularisierte Submucosa der Ausführgänge. Das Corium setzt sich aus starken, zirkulär verlaufenden, collagenen Fibrillenbündeln zusammen. Die Epidermis ist mehrschichtig und besitzt keine Becher- und Kolbenzellen.

Bei anderen, nicht zu den *Gobii-* und *Blenniiformes* gehörenden Teleosteern ist der feinere Bau der männlichen Urogenitalpapille nur bei *Plotosus anguillaris* und bei *Cottus gobio* näher bekannt. Bei *Plotosus* (Eggert 1929) ist die Urogenitalpapille mit einer vielschichtigen Epidermis bedeckt, welche nur wenige Schleim- und keine Eiweißzellen enthält. Ebenso fehlen in ihr Sinnesknospen, welche nach Leydig (1892) auch in der Epidermis der Legeröhre des Bitterlings nicht vorhanden sind. Das Corium ist nur durch ein schmales Bündel dicht nebeneinanderliegender Bindegewebsfasern angedeutet. Zwischen dem Corium der Epidermis und demjenigen des Epithels des Sinus urogenitalis schiebt sich eine breite Schicht lockeren Bindegewebes, welche neben zahlreichen kleinen Gefäßen und Kapillaren nur einzelne glatte Muskelzellen und elastische Fasern enthält. Die Urogenitalpapille bei *Cottus gobio* — bei *Cottus bubalis* weisen nach Duncker (1901) beide Geschlechter eine solche auf — ist nach Surbeck (1900) im Vergleich zu derjenigen von *Plotosus* komplizierter gebaut. Sie stellt ein kegelförmiges Gebilde dar, das in dorsoventraler Richtung zusammengedrückt ist und eine zahlreiche Schleimdrüsen enthaltende Epidermis besitzt. Unter der Haut liegt eine ziemlich mächtige, stark vascularisierte Schicht von Längsmuskeln, der sich nach innen eine etwa ebenso dicke Lage von Radiärmuskeln anschließt, welche dem Epithel des Harn-Samenleiters angelagert ist.

Aus dieser Gegenüberstellung geht hervor, daß die Urogenitalpapille der *Blenniiformes* zwar weiter in ihrem Bau differenziert ist als diejenige von *Plotosus* und *Cottus*, aber dennoch keine sehr erheblichen Abweichungen aufweist. Auch sind in der Epidermis der Urogenitalpapille der *Blenniiformes* vereinzelt Sinnesknospen vorhanden. Da aber diese Tiere keine innere Befruchtung aufweisen, die Sinnesknospen auch nicht bedeutend zahlreicher als in der übrigen Haut vorhanden sind, so kommt ihnen wohl keine prinzipielle Bedeutung zu.

Rauther (1909) welcher die ohne weiteres gegebene Einteilung der Urogenitalpapillen in solche, welche modifizierte Teile der Afterflosse darstellen und in vergrößerte Urogenitalpapillen ohne eigentliches Skelett vornimmt, sucht zwischen diesen beiden Formen einen phylogenetischen Zusammenhang herzustellen. Er stützt sich dabei hauptsächlich auf die Arbeit von Guitel (1893) über die Ausbildung der äußeren Genitalanhänge bei den Blenniiden und kommt zu dem Ergebnis, »daß die Urogenitalpapille und die beiden kurzen, oft mit dicken Hautwucherungen bekleideten Afterflossenstacheln serial homologe Morphen seien«. Diese Annahme darf aber aus rein äußerlich morphologischen Gründen nicht unwidersprochen bleiben, denn die Angaben Guitels über die Lage der Mündungen der Samenleiter sind teilweise recht ungenau, da er keine Schnittserien untersucht hat.

Die Urogenitalöffnung liegt bei den Männchen sämtlicher von mir untersuchter *Blennius*-Arten — vier von ihnen standen auch Guitel für seine Untersuchung zur Verfügung — stets an der Spitze der Urogenitalpapille. Dieses trifft auch für *Blennius gattorugine* zu, bei welcher Art sie nach Guitel in der Tiefe einer queren Furche zwischen der Papille und dem ersten Analflossenstachel sich befinden soll. Ferner ist bei den Weibchen die Urogenitalöffnung nicht an der Basis einer postanalen Hauterhebung vorhanden, und zwar zwischen dieser und dem ersten kurzen Stachel der Afterflosse, derart, daß jene den Boden, diese das Dach des Endabschnittes des Urogenitalrohres bildet, sondern sie liegt stets auf der inneren, dorsalen Seite der Urogenitalpapille. Es besteht also im Gegensatz zu Rauther keine Beziehung zwischen der Urogenitalöffnung bei *Aulopyge* und bei den Blenniiden. Denn bei ersterer ist das Ende des Urogenitalrohres vollständig von dem ersten postanalen und dem zweiten Flossenstrahl eingeschlossen. Bei letzteren liegt sie aber an der Spitze oder auf der dorsalen Seite der Papille. Wenn nun bei den Blenniiden phylogenetisch ein vor dem ersten Strahl sich befindlicher postanaler Flossenstachel vorhanden gewesen wäre, der zu einer weichen Papille sich umdifferenziert hätte, so ist doch durch diese Annahme ein Zusammenhang zwischen der Urogenitalöffnung bei *Aulopyge* und derjenigen bei *Blennius* nicht herzustellen. Da auch für letztere Annahme ontogenetische Beweise noch nicht vorliegen, so sehe ich vorläufig keinen Grund, die Urogenitalpapille mit den Analflossenstacheln zu homologisieren. Mit dieser Anschauung ist dann natürlich auch die Annahme Rauthers abzulehnen, daß die paarigen fibrösen Körper im Penis von *Clinus*, die vor dem Ductus ejaculatorius und der Urethra verlaufen, einem postanalen Flossenstrahl äquivalent sind.

F. Die Frage nach der Homologie der Geschlechtsorgane der Teleosteer mit denjenigen der übrigen Cranioten.

Trotzdem die Untersuchungen über die Ontogenie der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane der Teleosteer, wie bereits betont, auch heute noch nicht als abgeschlossen gelten können, so ergibt sich doch aus der Problemstellung die Notwendigkeit, die Frage nach ihrer Homologie mit derjenigen der anderen Cranioten zu untersuchen. Zwar ist diese Frage seit der genaueren Kenntnis der Geschlechtsorgane der Teleosteer immer wieder aufgeworfen worden, ohne daß sie bis heute zu einer allgemein gültigen und einheitlichen Lösung geführt hat.

Folgende Hypothesen, bei denen hauptsächlich nur der Eileiter berücksichtigt wurde, stehen sich heute teilweise in schroffem Gegensatz gegenüber:

1. Der gesamte Oviduct, sowohl der hintere Teil, wie der im Bereich des Ovariums liegende, ist dem MÜLLERschen Gang homolog, als ein gewissermaßen in das Ovarium hineinverlagerter Peritonealtrichter (WEISSHAUPT 1925).

2. Der gesamte Oviduct der Teleosteer ist dem MÜLLERschen Gang der Selachier homolog, unter der Annahme einer Umwachsung des Ovars der Knochenfische durch die Tube des MÜLLERschen Ganges (WALDEYER 1870).

3. Der freie, hintere Oviductteil ist dem MÜLLERschen Gang homolog (SCHNEIDER 1895, JÜNGERSEN 1899).

4. Ei- und Samenleiter der Teleosteer sind den MÜLLERschen Gängen und den Samenleitern der übrigen Cranioten nicht homolog (BROCK 1872, WEBER 1887, LICKTEIG 1913 u. a.).

5. Ei- und Samenleiter sind dem Hodenzentralkanal der Plagiostomen (SEMPER 1875) bzw. der übrigen Anamnier und der Amnioten homolog (MASCHKOWZEFF 1924/1925).

Was die von WEISSHAUPT vertretene Ansicht betrifft, so gründet sie sich hauptsächlich darauf, daß bei *Girardinus* das Oviductepithel des freien Teiles sich nach vorn zu unverändert bis in die Spitze des Ovarialsackes fortsetzt. Auch bei anderen Teleosteern erstreckt es sich ebenfalls weit nach vorn; nur ist es an den Stellen, wo das Ovarialparenchym nach innen wuchert, oft stark gedehnt und dadurch in seinem normalen Charakter geändert. Ferner soll auch für die oben angeführte Ansicht die »Tatsache« sprechen, daß genau wie der MÜLLERsche Gang der gesamte Oviduct mit seinem Epithel eine reine peritoneale Bildung ist.

Diese Ansicht, die sich hauptsächlich auf die grobe morphologische Ähnlichkeit des Epithels der verschiedenen Eileiterabschnitte stützt, ist ontogenetisch überhaupt nicht haltbar. Denn der Eileiter der Knochenfische entsteht niemals, weder ganz noch teilweise, im Zusammenhang mit dem WOLFFschen Gang, wie bei den Selachiern und Amphibien mit Ausnahme der Gymnophionen, oder entwickelt sich unabhängig vom Ovar aus besonderen Peritonealstreifen, wie bei den Amnioten. Vielmehr wird der craniale Teil des Eileiters, wenn man von den Salmoniden u. a. absieht, welche die Eier durch Genitalporen entleeren, mehr oder weniger modifiziert in der eingangs dargelegten Weise stets im Zusammenhang mit dem Ovar gebildet. Er wird also, mit Ausnahme seines Epithels, von den Stromazellen des Ovars aufgebaut. Bei den anderen Wirbeltieren ist dagegen niemals eine Beteiligung des Peritoneums an der Bildung des Eileiterepithels festgestellt worden. Ferner spricht auch gegen die Anschauung von WEISSHAUPT das Auftreten eines besonderen, vom cranialen Teil unabhängig sich entwickelnden, caudalen Eileiterabschnittes, wie er in der Entwicklung des MÜLLERschen Ganges nie zu beobachten ist.

Für die von WALDEYER begründete rein phylogenetische Anschauung ist ebenfalls ein ontogenetischer Beweis nicht vorhanden.

Die von SCHNEIDER aufgestellte und später von JÜNGERSEN ausführlichst dargelegte Hypothese, daß der freie hintere Oviductteil dem MÜLLERschen Gang homolog ist, ist ebenfalls nach den ontogenetischen Tatsachen nicht haltbar, was wohl keiner weiteren Ausführung bedarf. JÜNGERSEN selbst war sich schon vollständig darüber klar, daß zwar bei rein vergleichender anatomischer Betrachtung, besonders wenn das Hauptgewicht auf das Peritonealepithel gelegt wird, eine Homologisierung des Eileiters mit dem MÜLLERschen Gang zwar ohne schwerwiegende Einwände möglich ist, daß aber bei Betonung der Entwicklungsgeschichte eine Homologisierung nicht durchgeführt werden kann. So schreibt er: »Wie sich die Entwicklungsgeschichte gegen die Auffassung der Teleosteeroviducte als MÜLLERsche Gänge gegenüber verhalten wird, erscheint dagegen etwas fraglicher. Wenn man die Entwicklung des MÜLLERschen Ganges an den für die Selachier geltenden Typus binden will, ist die Antwort kurz die, daß man dann die Eileiter der Knochenfische als MÜLLERsche Gänge aufzugeben hat; denn hier geht keine Abspaltung von dem Nierengang vor sich. Aber dann muß man zugleich eine strenge Homologie der Oviducte in den übrigen Vertebratenklassen, wo sie sonst als MÜLLERsche Gänge angenommen werden, aufgeben.«

So komme auch ich zu dem Ergebnis, wie es besonders von LICKTEIG (1913) begründet wird, daß die Eileiter der Teleosteer nicht den MÜLLERschen Gängen der übrigen Cranioten homolog sind. Dasselbe gilt auch für den Samenleiter, welcher mit demjenigen der höheren Wirbeltiere nicht in Beziehung gebracht werden kann. Vielmehr kann dieser, da er einfach die Verlängerung des intratesticulären Samenleiters darstellt, mit MASCHKOWZEFF dem Hodenzentralkanal der übrigen Cranioten, mit Ausnahme der Selachier, homolog gesetzt werden. Letztere nehmen insofern eine Sonderstellung ein, als bei ihnen nach BORCEA (1905/1906) die Trichter der oberen Nephrostomalkanälchen auswachsen, sich dann vereinigen und so den Hodenzentralkanal bilden, von welchem die Samenkanälchen, die sich zu den Hodenampullen vereinigen, ausgehen. Von dieser Homologisierung ist natürlich der sich selbständig im Analpfropf bildende caudale Abschnitt auszuschließen, der mit den Genitalporen der Salmoniden verglichen und ihnen als homolog angesehen werden muß. Eine Homologisierung dieses Abschnittes mit einem entsprechenden im Urogenitalsystem der anderen Cranioten ist nicht möglich, da dieser bei letzteren stets durch weiteres Auswachsen des Ei- bzw. Samenleiters entsteht und nie eine selbständige Anlage darstellt. Dagegen ist es nicht ohne weiteres möglich, mit MASCHKOWZEFF den Eileiter dem Hodenzentralkanal homolog zu setzen, weil ersterer infolge der an den Rändern erfolgenden Verschmelzung zweier vom caudalen Abschnitt des Ovars auswachsenden Leisten primär ein Epithel besitzt, das vom Peritonealepithel abstammt, was bekanntlich nie beim Hodenzentralkanal der Fall ist. Nur wenn das primäre Epithel durch indifferente Zellen ersetzt würde, was nicht nachgewiesen werden konnte, wäre die Homologie des Eileiters mit dem Hodenzentralkanal durchzuführen. Deshalb ist es wohl angebracht, zunächst diese Bildungen als einander nicht homolog anzusehen.

Ein Vergleich zwischen dem Samenleiter der Teleosteer und demjenigen von *Polypterus* bzw. dem Eileiter ersterer und dem von *Lepidosteus* zu ziehen, ist nicht möglich, da die Entwicklung der Ausführgänge der Keimdrüsen bei letzteren noch unbekannt ist.

Aus ontogenetischen Gründen kann auch die Samenblase der *Gobiiformes* und diejenige einiger Salariiden — die Beziehungen zwischen diesen konnten auch noch nicht einwandfrei geklärt werden — derjenigen der anderen Cranioten, soweit natürlich eine vorhanden ist, nicht als homolog angesehen werden. Zwar ist die Samenblase der Anuren wie diejenige der *Salarias*-Arten nur eine Ausstülpung des Samenleiters. Da aber letzterer bei diesen beiden Ordnungen nicht homolog ist, so gilt das-

selbe auch für die Samenblase. Ähnliches besteht auch für die Samenblase der *Gobiiformes*, die ja aus dem caudalen Hodenteil entstanden ist. Auch mit der Samenblase (Vesiculardrüse) der Säuger darf sie nicht homologisiert werden, denn bei der weißen Maus entstehen sie nach RIETSCHEL (1929) durch blasenartige Ausbildung des ganzen, in den Genitalstrang eingeschlossenen Teiles des WOLFFschen Ganges, wobei die Mündungen des Samenleiters auf diesem caudalwärts wandern. Ähnliche Vorgänge konnte auch PERNA (1921) für die Samenblase des Menschen feststellen.

Ein Vergleich der Blindschläuche der männlichen Blenniiden und Salariiden mit den akzessorischen Gebilden des Genitalsystems der höheren Wirbeltiere ist noch nicht durchführbar, da die Entwicklung und auch die Funktion ersterer nicht festgestellt werden konnte.

Ferner sind noch der Nebenhoden und der Fettkörper der *Blenniiformes* zu betrachten, welche bei dieser Familie wohl einander homologe Bildungen darstellen. Ersterer ist ebenfalls dem Nebenhoden der Säuger nicht homolog; denn dieser entwickelt sich bekanntlich aus dem cranialen oder Sexualteil der Urniere und aus dem vorderen Abschnitt des Urnierenganges, derart, daß aus ersterem die Ductuli efferentes, aus letzterem der Ductus epididymis hervorgeht. Vielmehr ist der Nebenhoden der Blenniiden dem Rete testis der übrigen Cranioten homolog zu setzen, mit dem auch die durch den Fettkörper ziehenden, abführenden Samenkanälchen verglichen werden können.

Ebenso kann der Fettkörper von *Blennius sphinx* und der *Salarias*-Arten, wenn auch nur als inkomplett homolog, mit demjenigen der Anuren und Urodelen verglichen werden. In beiden Fällen entwickelt er sich aus einem zur Gonade gehörenden Anteil. Zwar ist es bei den Anuren der craniale Teil, der progonale Abschnitt, bei den *Blenniiformes* der innere seitliche, aus welchen der Fettkörper entsteht. Doch sind bei beiden Familien auf den ersten Entwicklungsstadien in dieser Region stets Urkeimzellen vorhanden, die mit der weiteren Ausbildung des Fettkörpers regelmäßig der Degeneration anheimfallen.

G. Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes und Blenniiformes und das Problem der Landanpassung.

Betrachtet man die Geschlechtsorgane der *Gobiiformes* und *Blenniiformes* von der Fragestellung nach der Landanpassung bzw. der Landtierwerdung, so ergibt sich, daß bereits bei den noch im Wasser lebenden Vertretern beider Familien ein Teil der Anlagekomplexe der Geschlechtsorgane, welche bei den Amphibien wohl in bezug auf das Landleben als Neuerwerbung angesehen werden müssen, realisiert worden ist.

Bei den *Gobius-*, *Eviota-*, *Eleotris-*, *Apocryptes-* u. a. Arten sind Samenleiter mit sekretorisch tätigem Epithel vorhanden, welche wohl bei weiteren Untersuchungen sich auch als bei anderen Teleosteern anwesend herausstellen werden. Dagegen tritt im Gegensatz zu letzteren eine Samenblase auf, deren Sekret bei den im Wasser lebenden *Gobius*-Arten die Aufgabe besitzt, die Bewegungsfähigkeit der Spermatozoen und damit ihre Lebensdauer zu verlängern. Auch bei den auf dem Lande lebenden *Bole-* und *Periophthalmus*-Arten ist diese Samenblase in derselben Weise ausgebildet, doch konnte nicht festgestellt werden, ob bei diesen ovoviviparen Arten ihre Funktion, welche sie bei den sich noch ganz im Wasser aufhaltenden Arten besitzt, erhalten bleibt, oder ob sie einen Funktionswechsel erfährt. Immerhin ist es bemerkenswert, daß gerade bei sämtlichen Arten dieser Familie, deren am weitesten differenzierte Glieder sogar den trockenen Sandstrand als Aufenthaltsort erwählt haben, eine paarige Samenblase auftritt, welche wohl mit derjenigen einiger im Wasser laichenden Anuren (*Rana esculenta* u. a.) verglichen werden darf. Ob diese Samenblasen auch bei solchen Anuren ausgebildet werden, welche die Eier außerhalb des Wassers in Schaumnestern ablegen (*Rhacophorus*) oder den Laich auf dem Rücken tragen (*Pipa* u. a.), entzieht sich meiner Kenntnis. Bei dieser Betrachtung darf jedoch nicht außer Acht gelassen werden, daß bereits bei *Esox lucius*, *Cobitis fossilis* und *Gasterosteus* (?), welche mit den *Gobiiformes* nicht verwandt sind, als »Samenblase« bzw. »Prostata« bezeichnete Bildungen auftreten. Von diesen Arten kann nur *Cobitis fossilis* in seiner Lebensweise mit einigen *Gobiiformes* verglichen werden, da er zu denjenigen Teleosteern gehört, welche in stark verschlammten, stehenden Gewässern zu finden sind. Er besitzt ferner eine »akzessorische Darmatmung«. Dagegen sind bei den beiden anderen Arten Anlagen, welche auf eine beginnende Differenzierung in bezug auf eine besondere Umwelt schließen lassen könnten, nicht vorhanden.

Wichtig ist ferner das bei beiden Geschlechtern regelmäßige Vorkommen einer Urogenitalpapille, der trotz ihrer geringen Erectilität eine besondere Funktion nicht zuzusprechen ist. Bei den auf dem Lande lebenden *Boleophthalmus-* und *Periophthalmus*-Arten dagegen ist sie zu einem mit zahlreichen Sinnesknospen ausgestatteten Copulationsorgan umgebildet, da ein dauernder Aufenthalt auf dem Lande bei diesen Arten, die nur auf der Flucht das Wasser aufsuchen, zur inneren Befruchtung führen muß, besonders in dem Falle, wenn die Tiere nicht, wie ein Teil der Amphibien, zur Zeit der Brunst ins Wasser gehen. So ist bei ihnen eine Ovoviviparität ausgebildet, derart, daß bei *Periophthalmus chryso-*

spilos die Embryonen sich im Ovar wahrscheinlich bis zum Schluß der Medullarrinne entwickeln, um dann am Grunde eines eigens für diesen Zweck gebauten Brutnestes an festen Gegenständen angeklebt zu werden, wo sie bis zum Schlüpfen von den weiblichen Tieren bewacht werden.

Tripterygium nasus	Nebenhoden	Samenleiter	
Cristiceps argentatus	»	Samenleiter u. Samenblase	
Blennius dalmatinus	»	Samenleiter	Blindschläuche
Bl. gattorugine	»	»	»
Bl. adriaticus	»	»	»
Bl. zvonimiri	»	»	»
Bl. sanguinolentus	»	»	»
Bl. pavo	»	»	»
Petroscirtes punctatus	»	»	»
P. elegans	»	»	»
Salarias quadricornis	»	»	»
S. alboguttatus	»	Samenleiter u. Samenblase	»
S. unicolor	»	» » »	»
S. dussumieri	»	» » »	»
S. frenatus	»	» » »	»
Blennius sphinx	Fettkörper	Samenleiter	»
Salarias bilitonensis	»	»	»
S. kirkii	»	»	»
S. andersonii	»	Samenleiter u. Samenblase	»
Salarias spec.		Samenleiter	»

Bei den *Blennius*-Arten (siehe vorstehende Tabelle) ist neben den Samenleitern, dessen Epithel bei einzelnen Arten in seinen sekretorischen Erscheinungen demjenigen der Nebenhodenkanälchen und des Samenleiters der Reptilien ähnelt, ein Nebenhoden vorhanden, dessen Sekret wahrscheinlich ebenfalls zur Verlängerung der Widerstandsfähigkeit der Spermatozoen beiträgt. Als Samenspeicher, wie bei den Amnioten, kommt er nicht in Betracht. Ferner treten zwei Blindschläuche auf, wie sie bei den Tetrapoden nicht vorkommen und deren Funktion und Entwicklung nicht festgestellt werden konnte. Bei den meisten *Blennius*-Arten sind an ihrem Epithel zur Brunstzeit keine Sekretionserscheinungen wahrzunehmen. Nur bei *Blennius zvonimiri* und bei *Blennius sphinx* ist vereinzelt der Übertritt von sekretähnlichen Massen aus dem Epithel in das Lumen zu beobachten. Dagegen werden bei den *Petroscirtes*- und *Salarias*-Arten in ihnen teilweise homogene Sekretballen gebildet, wie sich auch im Vergleich zu den *Blennius*-Arten das Epithel stets bedeutend stärker in sekretorischer Tätigkeit befindet und die Masse des Sekretes bedeutend umfangreicher ist. Bei einigen weiter

differenzierten *Salarias*-Arten, *S. alboguttatus* und *S. unicolor*, die nach den vorliegenden Beobachtungen sich vollständig im Wasser aufhalten, tritt als Neuerwerbung noch als Ausstülpung des Samenleiters eine Samenblase auf, welche wohl die Aufgabe besitzt, die Spermatozoen zu speichern. Die Rolle des von ihrem Epithel gebildeten Sekretes müßte noch am lebenden Material festgestellt werden. Auch bei den hauptsächlich in der Brandungszone lebenden *S. dussumieri* und *S. frenatus* ist eine weitere Differenzierung der Geschlechtsorgane nicht mehr eingetreten, so daß sie in dieser Reihe mit der Entwicklung der Samenblase und mit der starken sekretorischen Tätigkeit der Blindschläuche ihre weiteste Ausbildung erfahren haben.

Eine andere Differenzierungsreihe bei den *Blenniiformes* wird (theoretisch) mit *Blennius sphinx* angebahnt, welcher an Stelle des Nebenhodens einen Lipoid- und Fettkörper besitzt. Obwohl diesbezügliche Untersuchungen noch ausstehen, so ist doch anzunehmen, daß dieser, ähnlich wie bei den Amphibien, einen Reservestoffspeicher darstellt. Denn bei *Triturus viridescens* konnten Adams und Rae (1928/1929) zeigen, daß der Fettkörper eine ernährende Rolle besitzt, welcher mit der Entwicklung der Geschlechtsprodukte in enger Verbindung steht. Die Entfernung des Fettkörpers durch Exstirpation als auch die Rückbildung desselben durch Hunger hatten zugleich die Beendigung der Keimzellenentwicklung zur Folge, welcher eine Degeneration der bereits ausgebildeten Keimelemente folgte, wobei die am weitesten entwickelten Geschlechtsprodukte zuerst degenerierten. Bei *Blennius sphinx* ist ferner auffallend, daß zur Zeit der Brunst die Blindschläuche in reger sekretorischer Tätigkeit sind, so daß ihr Sekret vielleicht als Kompensation für dasjenige des fehlenden Nebenhodens eintreten könnte. Dieselben Verhältnisse zeigen die nach dem Bau der Geschlechtsorgane an *Bl. sphinx* anzuschließenden *Salarias bilitonensis*, *S. kirkii* und *S. andersonii*, die mit Ausnahme von *S. bilitonensis* stets außerhalb des Wassers in der Brandungszone angetroffen wurden. Bei *S. andersonii* tritt wieder als Neubildung die Samenblase auf. Eine Umbildung der Urogenitalpapille dieser Art, welche nach Harms ovovivipar ist, zu einem Begattungsorgan ist histologisch im Vergleich zu der Urogenitalpapille der übrigen *Salarias*- und der *Blennius*-Arten nicht zu erkennen. Vielleicht hätten wir hier, bezüglich der Befruchtung der Eier, ähnliche Verhältnisse wie bei den Anuren vor uns, bei welchen ja auch bei den auf dem Lande laichenden Arten kein besonderer Begattungsapparat, wenn man von den Daumenschwielen absieht, ausgebildet ist.

Eine besondere Stellung nehmen die Geschlechtsorgane von *Salarias* spec. ein. Da aber nur ein Tier vorliegt, dessen systematische Stellung nicht ganz klar ist und welches zunächst an keine der *Blennius*- bzw. *Salarias*-Arten anzuschließen ist, so soll es vorläufig weiter nicht in Betracht gezogen werden.

Im Gegensatz zu den männlichen Geschlechtsorganen der *Gobii*- und *Blenniiformes* erleiden die weiblichen bei den landlebenden Arten im Vergleich zu den im Wasser sich aufhaltenden in ihrem Bau keine Veränderungen. Zwar ist die Ovoviviparität der *Periophthalminae* und auch diejenige von *Salarias andersonii* wohl als Neuerwerbung anzusehen. Doch muß dabei in Betracht gezogen werden, daß unter den *Blenniiformes* bereits einige noch völlig in Wasser lebende Arten, z. B. *Zoarces viviparus*, lebendgebärend sind, so daß die Ovoviviparität nicht ohne weitere Untersuchungen der biologischen Verhältnisse als Anpassung an das Landleben anzusehen ist.

Zusammenfassend ergibt sich bei den *Blenniiformes*, daß an ihren Geschlechtsorganen in dem Maße, in welchem die Tiere an das Landleben angepaßt sind, eine Differenzierung eingetreten ist, die nur bezüglich der Samenblase und des Fettkörpers derjenigen der Amphibien ähnlich ist. Durch die besondere Ausbildung des Samenleiterepithels, der Blindschläuche und des Nebenhodens sind sie zum Teil weiter differenziert, ohne jedoch, nach unserer heutigen Kenntnis, den Bau derjenigen der Reptilien zu erreichen.

H. Zusammenfassung.

Die männlichen Geschlechtsorgane der *Gobiiformes* setzen sich aus den langgestreckten Hoden, den Samenleitern, die kurz vor dem Analpfropf zu einem unpaaren Gang verschmelzen, den Samenblasen und der Urogenitalpapille zusammen. Die weiblichen Geschlechtsorgane sind nach dem bei den Teleosteern allgemein auftretenden Typus gebaut. Die paarigen Ovarien gehen an ihrem caudalen Ende in die Eileiter über, die vor dem Analpfropf ebenfalls einen unpaaren Gang bilden, welcher an der Spitze der Urogenitalpapille in einer spaltförmigen ektodermalen Erweiterung mündet.

Am Samenleiter ist ein cranialer und ein caudaler Abschnitt zu unterscheiden. Der vordere Abschnitt ist mit einem einschichtigen, sezernierenden Epithel ausgekleidet, während das Epithel des hinteren Teiles keine Sekretionserscheinung aufweist. Ersterer entsteht durch Auswachsen der zu einer unpaaren Leiste verschmolzenen caudalen Enden der Hoden, in welchem durch radiäre Anordnung der indifferenten

Zellen unter Spaltbildung der Samenleiter entsteht. Der caudale Abschnitt entwickelt sich unabhängig von dem cranialen im Analpfropf durch Zusammenlagerung mesodermaler Wanderzellen und durch Lumenbildung zwischen ihnen. Durch Auswachsen dieser beiden Abschnitte nach caudal bzw. cranial und Verschmelzen derselben wird der einheitliche Samenleiter gebildet.

Die Samenblasen bestehen aus acht bis zehn durch Querwände unvollkommen gekammerten und einen einheitlichen Komplex bildenden Schläuchen, die mit einem stets einschichtigen Epithel ausgekleidet sind. Das flüssige, kein Mucin enthaltende Sekret wird hauptsächlich in den mittleren und distalen Abschnitten gebildet. In den basalen Kammern vollzieht sich hauptsächlich die Mischung des Sekretes mit den Spermatozoen. Neben diesem flüssigen Sekret werden bei *Periophthalmus chrysospilos* in einzelnen, im Ruhezustand von den anderen nicht zu unterscheidenden Zellen homogene Sekretkugeln gebildet, welche sich in den Samenblasenkammern nicht auflösen, sondern bei der Befruchtung unverändert ausgestoßen werden. Das Sekret dient zur Verlängerung der Bewegungs- und Widerstandsfähigkeit der Spermatozoen. Als Samenspeicher tritt die Samenblase nicht in Tätigkeit. Die Samenblasen entwickeln sich aus den hinteren, zu einem unpaaren Abschnitt verschmolzenen Hodenteilen unter Degeneration der Spermatogonien und Bildung des Epithels aus indifferenten Zellen. Sie bilden also gewissermaßen steril gewordene und mit einem sekretorischen Epithel ausgekleidete Samenkanälchen.

Die Urogenitalpapille ist beim Männchen von langgestreckter, dreieckiger Gestalt, während sie bei den weiblichen Tieren mehr gedrungen und an der Spitze stark abgerundet, mitunter sogar in Fransen ausgezogen ist. Sie zeichnet sich durch eine besondere Ringmuskulatur aus, die von den Ausführgängen und der Epidermis durch Bindegewebszonen getrennt wird, in welchem ein System elastischer Fasern und kleiner venöser Lakunen ausgebildet ist. Dieser Ringmuskel ist beim Weibchen stets stärker entwickelt als beim Männchen, so daß bei ersterem die äußere Bindegewebszone teilweise verdrängt wird. Bei den *Bole-* und *Periophthalminae*, von welchen letztere ovovivipar sind, ist die männliche Urogenitalpapille zu einem Begattungsorgan umgewandelt, dessen äußere Bindegewebsschicht große, venöse Hohlräume enthält, die mit Blut gefüllt, eine Erection der Urogenitalpapille bedingen. Dieselbe Eigenschaft ist auch der weiblichen Urogenitalpapille zu eigen. Bei ihr ist die innere Bindegewebszone, die hauptsächlich aus elastischen Fasern besteht, zu einem Paar Schwellkörper umgewandelt. Sie besitzt an ihrer

Spitze eine scheidenartige, ektodermale Einstülpung, in die wahrscheinlich bei der Begattung die männliche Urogenitalpapille eingeführt wird. Die Epidermis enthält bei beiden Geschlechtern Sinnesknospen, die im Vergleich zu den im Wasser lebenden *Gobiiformes* bedeutend an Zahl zugenommen haben und wahrscheinlich beim Liebesspiel bzw. bei der Begattung als Reizorgane eine Rolle spielen.

Die Urogenitalpapille stellt eine Vorwölbung des Analpfropfes (Mesoderm) in das epidermale Analfeld dar. Die sie umgebende Epidermis entwickelt sich aus der Keimschicht, die dem zuerst aus indifferenten Zellen bestehenden und sich spät differenzierenden Corium anliegt. Die Zellen des Analfeldes degenerieren, so daß die Urogenitalpapille, von ihrem vorderen Teil abgesehen, von der Epidermis des Rumpfes gelöst wird. Diesen Vorgängen geht die Differenzierung des mesodermalen Teiles der Urogenitalpapille parallel, wobei zuerst die innere Bindegewebszone, dann die Ringmuskelschicht und zuletzt die äußere Bindegewebszone ausgebildet werden. Die venösen Hohlräume entstehen durch Verbreiterung von Kapillaren und kleinen Gefäßen.

Die Wandung der Ovarien besteht aus einer, entsprechend dem Reifezustand des Ovars mehr oder minder breiten Bindegewebsschicht, in welcher einige glatte Muskelfasern liegen und die nach der Ovarialhöhle zu von einem endothelartigen Epithel begrenzt wird. Im caudalen, bereits als Eileiter zu bezeichnenden Teil des Ovars und im Eileiter selbst ist ein leicht gefaltetes, pflasterartiges bis kubisches Epithel vorhanden, um das eine breite Bindegewebszone und, auf diese folgend, eine kompakte Ringmuskelschicht vorhanden sind, die sich beide in die Urogenitalpapille fortsetzen.

Der entovariale Eileiter, der beim erwachsenen Tier vollständig von Eiern ausgefüllt wird, entsteht durch Einfaltung der äußeren Ovarialseite und Verwachsung der Faltenränder. Er ist primär von Peritonealepithel ausgekleidet. Der vordere Teil des cranialen Eileiters wird durch Auswachsen zweier getrennter, übereinanderliegender Leisten von dem hinteren Abschnitt des Ovars gebildet, welche später mit ihren Rändern verwachsen. Der caudale Abschnitt entsteht unabhängig von ihm durch Spaltbildung in einem Komplex mesodermaler Wanderzellen im Analpfropf. Durch Auswachsen dieser beiden Abschnitte nach caudal bzw. cranial und Verschmelzen derselben wird der einheitliche Eileiter gebildet, dessen Epithel im vorderen Abschnitt primär ebenfalls von Peritonealepithel dargestellt wird.

Die Geschlechtsdifferenzierung tritt bei den *Periophthalminae* erst nach der Metamorphose ein.

Die Entwicklung des mit besonderen von Follikelepithelzellen gebildeten Anheftungsfäden versehenen Eies geht in derselben Weise wie bei den anderen Teleosteern vor sich. Sie setzt mit der mitotischen Vermehrungsteilung der Oogonien ein, welche zu jeder Jahreszeit im Ovar angetroffen werden können. Eine Umwandlung differenzierter Zellen in Oogonien konnte nicht beobachtet werden.

Der Dotterkern ist ein cytoplasmatischer, regelmäßiger Bestandteil der Eizelle, der wohl als das aktivierende Moment für die Bildung der paraplasmatischen Elemente anzusehen ist.

Die Eier heften sich bei der Eiablage mittels der Fäden automatisch an einem festen Gegenstand an und werden bis zum Schlüpfen von den Männchen sorgsam bewacht. Bei *Periophthalmus vulgaris* wird nach Harms (1929) die Brutpflege vom Weibchen ausgeführt.

Das Geschlechtsverhältnis sämtlicher Fänge von *Periophthalmus chrysospilos* in Batavia ist 52,7% Weibchen und 47,3% Männchen. Das Überwiegen der Männchen in einzelnen Fängen kann durch das versteckte Brüten der Weibchen erklärt werden.

Unter den jungen Tieren von *Periophthalmus vulgaris* ist dagegen ein noch stärkeres Überwiegen der Weibchen vorhanden, welche sich vereinzelt während der progressiven Phase in Männchen umwandeln (transitorische Intersexualität).

Ein jahreszyklischer Ablauf der Oogenese und Spermatogenese ist bei *Periophthalmus chrysospilos* im Gegensatz zu den Teleosteern der paläarktischen und nearktischen Zone nicht vorhanden. Vielmehr laichen die Tiere, da stärkere Klimaschwankungen fehlen und reichliche Nahrung stets vorhanden ist, zu jeder Jahreszeit. Ebenso sind in der Zahl der Zwischenzellen keine Schwankungen festzustellen. Auch erfahren sie zur Zeit der Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale keine Vermehrung, so daß ihnen hauptsächlich eine trophische Funktion zukommt.

Bei jungen, noch nicht geschlechtsreifen Weibchen degeneriert regelmäßig ein Teil der am weitesten entwickelten Oocyten noch vor Beginn der Dotterbildung.

Für die Geschlechtsorgane der untersuchten *Blenniiformes* ist ein auf der inneren Seite des Hodens und mit ihm in einer gemeinsamen Peritonealhülle liegender Nebenhoden charakteristisch, welcher bei *Blennius sphinx*, *Salarias bilitonensis*, *S. kirkii* und *S. andersonii* durch einen Lipoid- und Fettkörper ersetzt wird. Der Nebenhoden entwickelt sich aus dem seitlichen, inneren Teil des Hodens, wobei die Keimzellen degenerieren und sich nicht, im Gegensatz zu Champy, in Epithel-

zellen der Nebenhodengänge umwandeln. Diese entstehen aus indifferenten Zellen. Entsprechend dem jahreszeitlichen Ablauf der Spermatogenese wird im Nebenhoden ein an Fett und Lipoiden reiches Sekret gebildet, welches wahrscheinlich zur Verlängerung der Bewegungsfähigkeit der Spermatozoen dient. Für das Anheften der mit besonderen Haftfäden versehenen Eier kommt es, im Gegensatz zu CHAMPY, nicht in Betracht.

Der an die Stelle des Nebenhodens getretene Fettkörper ist wohl nur als Reservestoffspeicher von Bedeutung.

Die Nebenhodengänge bzw. die durch den Fettkörper ziehenden ableitenden Samenkanälchen vereinigen sich zu dem Samenleiter, welcher sich nach dem Bau des Epithels aus einem kurzen Zwischenstück, dem eigentlichen Samenleiter und dem häufig unpaaren Endabschnitt zusammensetzt. Nur bei *Blennius sanguinolentus*, *Salarias quadricornis*, *S. unicolor*, *S. dussumieri*, *S. frenatus* und *S. andersonii* münden die Samenleiter getrennt nebeneinander nach außen. Sie sind mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, welches bei den *Blennius*-Arten durch das Vorhandensein von Basalzellen stellenweise als zweireihig bezeichnet werden muß. Mit Ausnahme von den Epithelzellen von *Tripterygium nasus* sind an ihnen stets Sekretionserscheinungen wahrzunehmen, welche bei *Blennius adriaticus* große Ähnlichkeit mit demjenigen am Epithel der Nebenhodengänge der Reptilien besitzen. Das Sekret des Samenleiters dient wahrscheinlich zusammen mit demjenigen des Nebenhodens zur Verlängerung und Erhöhung der Bewegungsfähigkeit der Spermatozoen.

Bei *Tripterygium nasus* ist an Stelle des Sekretaustrittes das Loslösen zahlreicher Epithelzellen zu beobachten, deren Plasma feine Körnchen (Prosekret?) enthält. Wahrscheinlich zerfallen diese Zellen im Samenleiterlumen, wodurch das Sekret frei wird. Es kann also dieser Vorgang als eine besondere Art holokriner Sekretion betrachtet werden.

Bei *Cristiceps argentatus* ist der unpaare Samenleiterabschnitt zu einer ungekammerten Samenblase erweitert. Bei *Salarias alboguttatus*, *S. unicolor*, *S. dussumieri*, *S. frenatus* und *S. andersonii* befindet sich auf der inneren Seite des Samenleiters eine sackartig aufgetriebene, mit einschichtigem, sezernierendem Epithel ausgekleidete Samenblase, welche hauptsächlich als Samenspeicher dient. An ihren Epithelzellen sind bei den Salariiden Sekretionserscheinungen festzustellen.

Die einfachen oder wie bei *Blennius sanguinolentus* und *Salarias bilitonensis* verzweigten Blindschläuche, die bei *Tripterygium* und *Cristiceps* fehlen und entweder in den Samenleiter (*Blennius*- *Petroscirtes*-

Arten, *Salarias bilitonensis* und *S. kirkii*) oder, unabhängig von diesen, direkt nach außen münden (alle übrigen Salariiden), scheinen bei den meisten *Blennius*-Arten funktionslos zu sein. Nur bei *Blennius zvonimiri*, besonders aber bei *Blennius sphinx* zeigt das Epithel Sekretionserscheinungen, die am stärksten bei *Petroscirtes* und den Salariiden ausgebildet sind. Bei ihnen sind die Blindschläuche mit einem homogenen, keinen Schleim darstellenden Sekret gefüllt.

Bei den *Blennius*-, *Petroscirtes*- und *Salarias*-Arten ist eine in beiden Geschlechtern verschiedene und für jede Art charakteristische Urogenitalpapille vorhanden.

Die in Steinspalten, Bohrmuschellöchern und dergleichen lebenden Männchen zahlreicher *Blennius*-Arten besitzen an den beiden Analflossenstacheln oder an den artikulierten Strahlen der Rückenflosse Drüsenkomplexe, deren Sekret wahrscheinlich zum Anlocken des Weibchens dient.

Der Ei- und Samenleiter der Teleosteer, im speziellen Falle diejenigen von *Periophthalmus chrysospilos*, sind den MÜLLERschen Gängen und den Samenleitern der übrigen Cranioten nicht homolog. Die Samenleiter entsprechen in ihrem cranialen Abschnitt dem Hodenzentralkanal der übrigen Cranioten, mit Ausnahme der Selachier, während der Eileiter, da er primär von Peritonealepithel ausgekleidet ist, diesem zunächst nicht als homolog angesehen werden muß. Der durch Spaltbildung im Analpfropf entstandene Endabschnitt entspricht dem Genitalporus der Salmoniden.

Die Samenblasen der *Gobiiformes* und diejenigen der Salariiden sind nicht denjenigen der höheren Wirbeltiere homolog.

Der Nebenhoden der *Blenniiformes* entspricht dem Rete testis der übrigen Cranioten und der Lipoid- und Fettkörper inkomplett demjenigen der Amphibien.

In bezug auf das Problem der Landanpassung ist zu bemerken, daß bei den *Gobiiformes* die Anlagenkomplexe für die Geschlechtsorgane bereits bei den im Wasser lebenden Arten realisiert sind. Bei den *Boleophthalminae* (?) und *Periophthalminae* ist nur mit der Erwerbung der Ovoviviparität eine Umwandlung der Urogenitalpapille zu einem Begattungsorgan erfolgt. Ähnliches gilt auch für die *Blenniiformes*, bei welchen sich bei den am meisten dem Landleben angepaßten Salariiden eine Differenzierung der Blindschläuche und die Ausbildung einer Samenblase vollzogen hat.

J. Erklärung der Abbildungen auf Tafel 1—3.

Tafel 1.

Abb. 1. Querschnitt durch die Urogenitalpapille eines Männchens von *P. chrysospilos*. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. D, Komp. Oc. 7×, Tblg. 152. Auf $^2/_3$ verkl. *a.Bdgb* und *i.Bdgb*, äußere und innere Bindegewebszone, *Co*, Corium, *Ep*, Epidermis, *Ha*, Harnleiter, *Mu*, Ringmuskelschicht, *Vd*, Samenleiter.

Abb. 2. Querschnitt durch den mittleren Teil der Urogenitalpapille eines Weibchens von *P. chrysospilos*. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. A, Komp. Oc. 7×, Tblg. 150. Auf $^2/_3$ verkl. *a.Bdgb* und *i.Bdgb*, äußere und innere Bindegewebszone, *Co*, Corium, *Ep*, Epidermis, *Eil*, Eileiter, *Ha*, Harnleiter, *Mu*, Muskulatur, *vl*, venöse Lakunen.

Abb. 3. Querschnitt durch das Ende der Urogenitalpapille desselben Tieres. Wie Abb. 2. *Su*, Sinus urogenitalis.

Tafel 2.

Abb. 4. Zellen aus dem Nebenhoden von *Tripterygium nasus*. ZENKERsche Flüssigkeit und Nachbehandlung mit 1%iger Osmiumsäure, Anilin-Safranin. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 20×, Tblg. 152. Auf $^3/_4$ verkl. *Kp*, Kapillare.

Abb. 5. Querschnitt durch die Samenleiterwandung von *Tripterygium nasus*. Křk, 21. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10×, Tblg. 152. Auf $^3/_4$ verkl. *Ba*, Basalmembran, *Bdgb*, lockere Bindegewebsschicht, *Kp*, Kapillare, *Lm*, Längsmuskelschicht, *Rm*, Ringmuskelschicht.

Abb. 6. Querschnitt durch die Wand des Sinus urogenitalis von *Tripterygium nasus*. Křk, 21. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10 ×, Tblg. 152. Auf $^3/_4$ verkl. *Bdgb*, Bindegewebe, *E*, Epithel.

Abb. 7. Querschnitt durch die Urogenitalpapille eines Männchens von *Tripterygium nasus*. Křk, 20. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. LEITZ Obj. 7, Oc. 0, Tblg. 152. Auf $^2/_3$ verkl. *Co*, Corium, *Ep*, Epidermis, *Ha*, Harnleiter, *i.Bdgb*, innere Bindegewebszone, *Mu*, Muskelring, *Vd*, Samenleiter, *d*, dorsal, *v*, ventral.

Abb. 8. Querschnitt durch die Wandung des Eileiters von *Tripterygium narus*. Křk, 21. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. LEITZ Obj. 3, Komp. Oc. 20×, Tblg. 152. Auf $^3/_4$ verkl. *Lmu*, Längsmuskulatur, *Rmu*, Ringmuskulatur.

Abb. 9. Querschnitt durch die Urogenitalpapille eines Weibchens von *Tripterygium nasus*. Křk, 21. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. 3, ZEISS Komp. Oc. 20×, Tblg. 152. Auf $^2/_3$ verkl. *Eil*, Eileiter, *Ep*, Epidermis, *Ha*, Harnleiter, *Mu*, Muskulatur der Urogenitalpapille, *Mud*, Muskulatur des Darmes.

Abb. 15. Querschnitt durch die Hautpapille des ersten Analflossenstachels eines Männchens von *Blennius pavo*. Křk, 23. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10×, Tblg. 152. Auf $^3/_4$ verkl. *Co*, Corium, *Dr*, Drüsenzellen, *Dez*, Deckzellen der Epidermis.

Tafel 8.

Abb. 10. Querschnitt durch den Blindschlauch von *Blennius adriaticus*. Křk, 22. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 7 ×, Tblg. 152. Auf $^4/_5$ verkl.

Abb. 11. Querschnitt durch die Wandung des Blindschlauches von *Blennius zvonimiri*. Křk, 24. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp Oc. 7 ×, Tblg. 152. Auf $^3/_4$ verkl.

Abb. 12a. Querschnitt durch ein Nebenhodenkanälchen von *Blennius pavo*. Křk, 23. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 7 ×, Tblg. 152. Auf $^3/_4$ verkl. Das Sekret ist aus den Epithelzellen noch nicht ausgestoßen.

Abb. 12b. Querschnitt durch ein Nebenhodenkanälchen von *Blennius adriaticus* nach der Entleerung des Sekretes. Wie a.

Abb. 13. Querschnitt durch die Wandung des mittleren Samenleiterabschnittes von *Blennius pavo*. Křk, 21. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10 ×, Tblg. 152. Auf $^3/_4$ verkl. *aSch*, äußere Bindegewebsschicht, *i.Sch*, innere Bindegewebsschicht.

Abb. 14a. Querschnitt durch eine Zotte aus der mittleren Region des Blindschlauches von *Blennius pavo*. Křk, 21. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. LEITZ Obj. 7, ZEISS Komp. Oc. 7 ×, Tblg. 152. Auf $^4/_5$ verkl.

Abb. 14b. Längsschnitt durch den caudalen Teil des Blindschlauches von *Blennius pavo*; wie Abb. 14a. Auf $^4/_5$ verkl.

Abb. 16. Querschnitt durch die Wandung des mittleren Teiles des Samenleiters von *Petroscirtes punctatus*. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 ×, Tblg. 152. Auf $^4/_5$ verkl. *Kp*, Kapillare, *Mu*, Muskulatur.

Abb. 17. Querschnitt durch die Wandung des Blindschlauches von *Petroscirtes punctatus*. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 15 ×, Tblg. 152. Auf $^4/_5$ verkl. *Bdgb*, Bindegewebsschicht, *Rmu*, Ringmuskulatur.

Abb. 18. Querschnitt durch die Wandung des Blindschlauches von *Blennius sphinx*. Křk, 21. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10 ×, Tblg. 152. Auf $^4/_5$ verkl. *Bdgb*, Bindegewebsschicht.

Abb. 19. Querschnitt durch den distalen Teil der artikulierten Analflossenstrahlen von *Blennius sphinx*. Křk, 21. V. 1929. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Ölimm. 2 mm, Komp. Oc. 10 ×, Tblg. 152. Auf $^4/_5$ verkl. *Co*, Corium, *Strg*, Stratum germinativum, *Cyz*, Zylinderzellen.

K. Literaturverzeichnis.

ABELOOS, M., 1927: Sur les localisations pigmentaires de l'oeuf de Blennius pholis L. C. R. Soc. Biol. Paris. Bd. 97.

ADAMS, E. and RAE, E., 1928/1929: An experimental study of the fatbodies in Triturus (Diemyctylus) viridescens. Anat. Rec. Bd. 41.

AGASSIZ, L. et VOGT, C., 1845: Embryologie des Salmones. Mém. Soc. Sci. nat. Neuchâtel. Bd. 3.

ALVERDES, K., 1926: Die Samenableitungswege der Eidechsen. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forschung. Bd. 6.

— 1928: Die Epididymis der Sauropsiden im Vergleich zu Säugetier und Mensch. Ebenda. Bd. 15.

AUNAP, E., 1913: Über die Chondriosomen der Gonocyten bei Knochenfischen. Anat. Anz. Bd. 44.

BACHMANN, F., 1914: The migration of the germ cells in Ameiurus nebulosus. Biol. Bull. Bd. 26.

BAECKER, R., 1928: Über die Nebennieren der Teleostier. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forschung. Bd. 15.

VON BAER, C. E., 1835: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische. Leipzig.

VAN BAMBECKE, CH., 1863: Contributions à l'histoire de la constitution de l'oeuf. I. Rapport médiat de la vésicule germinative avec la périphérie du vitellus. Bull. Acad. Roy. Sci. de Belgique. 3. Ser. Bd. 6.

— 1895: Contributions à l'histoire de la constitution de l'oeuf. II. Elimination d'éléments nucléaires dans l'oeuf ovarien de Scorpaena scropha. Arch. de Biologie. Bd. 13.

BECHER, H., 1928: Beitrag zur feineren Struktur der Zona radiata des Knochenfischeies und über ein durch die Struktur bedingtes optisches Phänomen. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forschung. Bd. 13.

BĚLAŘ, K., 1928: Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. In: BAUR und HARTMANN: Handbuch der Vererbungswissenschaft. Bd. 1. Berlin.

VON BERENBERG-GOSSLER, 1914: Über Herkunft und Wesen der sogenannten primären Urgeschlechtszellen der Amnioten. Anat. Anz. Bd. 47.

BHATTACHARYA, DAS and DUTTA, 1929: On the infiltration of GOLGI bodies from the follicular epithelium to the egg. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. 8.

BOGUCKI, M., 1928: Recherches sur la perméabilité des membranes et sur la pression osmotique des oeufs des Salmonides. Acta Biologiae experimentalis. Vol. II.

BÖHI, U., 1904: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Leibeshöhle und der Genitalanlage bei den Salmoniden. Morphol. Jahrb. Bd. 32.

BOUIN, P. et ANCEL, P., 1923. A propos du rôle de la glande interstitielle du testicule. Réponse à Mssr. GLEY et PÉZARD. C. R. Soc. Biol. Paris. Bd. 88.

BORCEA, J., 1905/1906: Recherches sur le Système uro-génital des Elasmobranches. Arch. de Zool. expérimentale et générale. IV. Ser. Bd. 4.

BROCK, B., 1879: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morphol. Jahrb. Bd. 4.

— J., 1881: Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muränoiden. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 2.

BROWN, E. M., 1929: Notes on the breeding-habits and early larvae of the Tompot-Blenny (Blennius gattorugine). Proc. Zool. Soc. London. Pt. 3.

BRUCH, C. W., 1856: Über die Micropyle der Fische. Aus einem Sendschreiben an C. TH. V. SIEBOLD. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 7.

BRUNELLI, G. e ATELLA, E., 1914: Ricerche sugli adattamenti alla vita planctonica (I Gobidi planctonici). Biol. Zentralblatt. Bd. 34.

BÜHLER, A., 1902: Rückbildung der Eifollikel bei Wirbeltieren. I. Fische. Morphol. Jahrb. Bd. 30.

CALDERWOOD, W., 1891/1892. A Contribution to our knowledge of the Ovary and intra-ovarian Egg in Teleosteans. J. Marine biol. Assoc. of the United Kingdom. N. S. Bd. 2.

CANESTRINI, G., 1862: I Blennini, Anarrhichadini e Callionimini del Golfo di Genova. Arch. Zool. Anat. e Physiol. Bd. 2.

CHAMPY, CH., 1921: La Structure remarquable du Testicule des Blennies. C. R. Ass. Anat. Paris.

— 1923: Observations sur les caractères sexuels chez les Poissons. C. R. Soc. Biol. Paris. Bd. 88.

— 1923: Sur la »source de l'hormone sexuelle« chez les Poissons et en général. Réponse à Mm. BOUIN, ANCEL et COURRIER. Ibid. Bd. 88.

— et GLEY, P., 1922: La glande testicule des Blennies et sa signification. Bull. Soc. Zool. France. Bd. 47.

— — 1923: Observations cytologiques sur les ovocytes des poissons et de quelques autres vertebrés. Arch. d'Anat. microscopique. Bd. 19.

COMES, S., 1905: Sulla funzione glandulare del follicolo e sulla differenziazione degl'involucri nell'uovo di Belone acus ROND. Anat. Anz. Bd. 26.

— 1926: Sulle relazioni tra vesicola germinativa ed ooplasma nell'oocite di Serranus scriba (CUV.). Ibid. Bd. 28.

McCOSH, GL., 1930: The origin of the fat-bodies in Amblystoma maculatum. Anat. Rec. Bd. 45.

COURRIER, R., 1921: Glande interstitielle du testicule et caractères sexuels secondaires chez les Poissons. C. R. Ac. Sciences. Paris. Bd. 172.

— 1921: Sur le conditionnement des caractères sexuels secondaires chez les Poissons. C. R. Soc. Biol. Paris. Bd. 85.

— 1921: Sur l'existence d'une glande interstitielle dans le testicule des Poissons. Ibid. Bd. 85.

— 1921: Sur l'indépendance de la glande séminale et des caractères sexuels secondaires chez les Poissons. Etude expérimentale. C. R. Ac. Sciences Paris. Bd. 174.

— 1922: Sur l'existence d'une glande interstitielle dans le testicule des Blennies. Bull. Soc. Zool. de France. Bd. 47.

— 1922: Etude préliminaire du déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Poissons. Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol. Bd. 2.

— 1925: Les caractères sexuels secondaires et le cycle testiculaire chez l'Epinoche. Réponse à Mr. G. VAN OORDT. Ibid. Bd. 4.

COWDRY, V., 1928: Special Cytology. The Form and Functions in Health and Disease. New York.

CUNNINGHAM, J. T., 1887: On the development of the oviduct in Teleosteans. Proc. Roy. Physical Soc. Edinburgh. Bd. 9.

— 1891/1892: On the Reproduction and Developement of the Conger. Journ. Marine Biol. Assoc. Plymouth. N. S. Bd. 2.

— 1891/1892: On the Reproduction and Growth of the Pilchard. Ibid. N. S. Bd. 2.

— 1893/1895: Experiments and Observations made at the Plymouth Laboratory. III. The Developement of the Egg in Flat Fishes and Pipe-Fishes. Ibid. N. S. Bd. 3.

CUNNINGHAM, J. T., 1893/1895: The ovaries of Fishes. Ibid. Bd. 3.

— 1898: On the histologie of the ovary and the ovarian ova in certain Marine Fishes. Quart. Journ. microsc. Sciences. Bd. 40.

CUVIER et VALENCIENNES, 1836/1837: Histoire naturelle des Poissons. Bd. 11 und 12. Paris.

DISSELHORST, R., 1897: Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilkunde. Bd. 23.

— 1904: Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. In: OPPEL: Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Jena.

DODDS, G. S., 1910: Segregation of the germ-cells of the Teleost, Lophius. Journ. Morphol. Bd. 21.

DUESBERG, J., 1918: Chondriosomes in the testicle cells of Fundulus. Am. Journ. Anat. Bd. 23.

DUNCKER, G., 1901: Bemerkungen zu G. SURBECK's Aufsatz: Das »Copulationsorgan« von Cottus gobio L. Zool. Anz. Bd. 24.

— und MOHR, E., 1928: Blenniiformes, Trachiniformes, Gobiiformes. In: GRIMPE: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lieferung XII. Leipzig.

EGGERT, B., 1929: Bestimmungstabelle und Beschreibung der Arten der Familie Periophthalmus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 133.

— 1929: Entwicklung und Bau der Eier von Salarias flavo-umbrinus RUPP. Zool. Anz. Bd. 83.

— 1929: Über den Bau der Anhangsgebilde des Geschlechtsapparates von Plotosus anguillaris BLOCH. Ibid. Bd. 85.

EIGENMANN, C. H., 1890: On the egg membrane and micropyle of some osseous fishes. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Bd. 19.

— 1891: On the precocious segregation of the sex-cells in Cymatogaster aggregatus. Journ. Morph. Bd. 5.

— 1894: Cymatogaster aggregatus GIBBONS; A Contribution to the Ontogeny of Viviparous Fishes. Bull. N. S. Fish. Comission. Bd. 12.

— 1897: Sex-Differentiation in the Viviparous Teleost Cymatogaster. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 4.

ESAKI, SH., 1928: Über Kulturen des Hodengewebes der Säugetiere und über die Natur des interstitiellen Hodengewebes und der Zwischenzellen. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forschung. Bd. 15.

ESSENBERG, J. M., 1923: Sex-differentiation in the viviparous Teleost Xiphophorus Helleri HECKEL. Biol. Bull. Bd. 45.

FACCIOLÀ, L., 1880: Descripzione di due specie di Blennius del mare di Messina. Annuario Soc. dei naturaliste Modena. Jahrg. 14.

— 1883: I Blennii del Mar di Messina. Atti. Soc. Toscana Science Naturali Pisa. Bd. 6.

FAGE, L., 1915: Sur quelques Gobius méditerranéens (G. kneri STNDR., G. elongatus CANESTR., G. niger L.). Bull. Soc. Zool. France. Bd. 40.

FEDEROW, V., 1907: Über die Wanderung der Genitalzelle bei Salmo fario. Anat. Anz. Bd. 31.

FELIX, W., 1907: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte. Bd. 8.

— und BÜHLER, A., 1906: Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. In: HERTWIG: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. 3, Teil 1. Jena.

FILIPPI, F. DE, 1841: Sullo sviluppo del Gobius fluviatilis. Milano.

FOLEY, J. O., 1926: The Spermatogenesis of Umbra limi with special reference to the behavior of the Spermatogonial Chromosomes and the first maturation Division. Biol. Bull. Bd. 50.

— 1927: Observations on germ-cell origin in the adult male teleost Umbra limi. Anat. Rec. Bd. 35.

FORCHHAMMER, TH., 1819: De blennii vivipari formatione et evolutione observationes. Diss. Kiliae.

FORD, E., 1922: On the young Stages of Blennius ocellaris, Blennius pholis and Blennius gattorugine L. Journ. mar. biol. Ass. Plymouth. N. S. Bd. 12.

FRANZ, V., 1907: Über die Bedeutung des sogenannten »Dotterkernes« im Schollenei. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellschaft.

— 1909: Die Eiproduktion der Scholle (Pleuronectes platessa L.). Wiss. Meeresuntersuch. Abtlg. Helgoland. Bd. 9.

FRIEDMANN, F., 1898: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. Arch. mikrosk. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 52.

FULTON, T. W., 1898: On the Growth and Maturation of the ovarian Eggs of Teleostian Fishes. 16th annual Rep. of the Fishery Board from Scotland for 1897.

— 1898: The ovaries and ovarian eggs of the angler or frog-fish (Lophius piscatorius) and the John dory (Zeus faber). Ibid.

GANFINI, 1902: La structure et le développement des cellules interstitielles du testicule. Arch. ital. de Biol.

GEISER, S., 1922: Seasonal changes in the testis of Gambusia affinis, the topminnow. Anat. Rec. Bd. 23.

— 1922: Observations on Sex in the top-minnow Gambusia affinis. Ibid. Bd. 23.

— 1924: Sex-Ratios and Spermatogenesis in the top-minnow, Gambusia holbroocki GRD. Biol. Bull. Bd. 47.

GERHARTZ, H., 1905: Anatomie und Physiologie der samenableitenden Wege der Batrachier. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 65.

GUITEL, F., 1892: Sur les mœurs du Gobius minutus. C. R. Acad. Sc. Paris. Bd. 113.

— 1892: Sur l'ovaire et de l'œuf du Gobius minutus. Ibid. Bd. 114.

— 1892: Sur les mœurs du Clinus argentatus CUV. et VAL. Ibid. Bd. 115.

— Observations sur les mœurs du Gobius minutus. Arch. Zool. expér. Sér. 2. Bd. 10.

— 1893: Sur les mœurs du Blennius sphynx CUV. et VAL., et du Blennius Montagni FLEMMING. C. R. Acad. Sc. Paris. Bd. 117.

— 1893: Observations sur les mœurs des trois Blenniidés. Clinus argentatus, Blennius montagni et Blennius sphynx. Arch. Zool. expér. Sér. 3. Bd. 1.

GUITEL, F., 1893: Description des orifices génito-urinaires de quelques Blennius. Ibid. Sér. 3. Bd. 1.

— 1895: Observations sur les mœurs du Gobius ruthensparii. Ibid. Sér. 3. Bd. 3.

— 1913: L'appareil fixateur de l'œuf du Kurtus gulliveri. Ibid. Bd. 52.

GUTHRIE, M., 1925: Cytoplasmatic inclusions in cross-activated Eggs of Teleosts. Zeitschr. f. Zellforsch. und mikr. Anat. Bd. 3.

— 1928: Further observations on the ovarian egg of Fundulus. Anat. Rec. Bd. 41.

GÜNTHER, A., 1876: On the urogenital apparatus of a blennoid fish from Tasmania. Ann. Mg. Nat. Hist. Sér. 4. Bd. 17.

HAECKEL, E., 1855: Über die Eier der Scombresoces. Arch. f. Anat., Physiol. und wiss. Medizin.

HALLER, B., 1905: Über den Ovarialsack der Knochenfische. Anat. Anz. Bd. 27.

HANN, H., 1927: The history of the germ cells of Cottus bairdii. Journ. Morphol. Bd. 43.

HARMS, J. W., 1929: Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption. I. Phasen in der Differenzierung der Anlagenkomplexe und die Frage der Landtierwerdung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 133.

— 1930: Bemerkungen zu einer Demonstration von auswandernden Keimzellen und deren Wucherung in verschiedenen Organen eines lebend gebärenden Knochenfisches. Münchner Medizinische Wochenschrift. J. 77, Nr. 38, S. 1651.

HEIDENHAIN, M., 1907: Plasma und Zelle. Bd. 1, Lfg. 1. Jena.

— und WERNER, 1924: Über die Epithelien im Corpus epididymis des Menschen. Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 72.

HEINCKE, F., 1880: Die Gobiidae und Syngnathidae der Ostsee. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 46, Bd. 1.

HEMMETER, J. C., 1926: Oviduct of Lophius (Artedi) linnaeus L., piscatorius L. Anat. Rec. Bd. 33.

HENNEGUY, L. F., 1893: Le Corps Vitellin de Balbiani dans l'oeuf des Vertébrés. Journ. Anat. et Physiol. Bd. 29.

HERMES, O., 1881: Über reife männliche Geschlechtsteile des Seeaals (Conger vulgaris) und einige Notizen über den männlichen Flußaal (Anguilla vulgaris FLEMMING). Zool. Anz. Bd. 4.

HESSE, R., 1924: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.

— 1927: Die Ökologie der Tiere, ihre Wege und Ziele. Naturwissenschaften. Jahrg. 15.

HIBBARD, H. und PARAT, M., 1927: L'ovogenèse de certains Téléostéens caractères spéciaux du chondriome, du vacuome et formation du vitellus. C. R. Ass. Anat. Londres.

— — 1927: Oogenesis in certain Teleosts with special reference to the chondriome, vacuome and yolk formation. Journ. of Anat. Bd. 61.

— — 1928: Nature et évolution des constituants cytoplasmiques de l'ovocyte de deux Téléostéens. Bull. Hist. appl. Bd. 5.

HIS, W., 1873: Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen. Leipzig.

HOFFMANN, C., 1880: Vorläufige Mittheilung zur Ontogenie der Knochenfische. Zool. Anz. Bd. 3.

— 1886: Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44.

HUBBARD, J. W., 1894: The Yolk-nucleus in Cymatogaster aggregatus Gibbons. Proc. Amer. Philos. Soc. Bd. 33.

HYRTL, J., 1850: Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane der Fische. Denksch. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien., math.-naturw. Kl. Bd. 1.

MCINTOSH, 1905: On the life history of the Shanny (Bl. pholis). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 82.

— and PRINCE, E., 1890: On the development and live histories of Teleostean Fishes. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. Bd. 35.

JÖRGENSEN, M., 1913: Zellenstudien. I., II., III. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. f. Zellforschung. Bd. 10.

JÜNGERSEN, H. F., 1889: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. a. d. Zool. Institut Würzburg. Bd. 9.

KAMPEN, P. N. VAN, 1910: Beiträge zur Kenntnis der Amphibienlarven des Indischen Archipels. Naturk. Tijdschr. Nederlandsch-Indië. Bd. 69.

KNER, R., 1855: Ichthyologische Beiträge. Sitzungsber. kaiserl. Akad. der Wissensch., Mathem.-naturw. Klasse. Bd. 17.

KOCH, A., 1928: Studien über den Dotterkern der Spinnen. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anatomie. Bd. 8.

KOLLESSNIKOW, N., 1878: Über die Eientwicklung bei Batrachii und Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 15.

KÖLLIKER, A. v., 1858: Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre, angestellt in Nizza im Herbst 1856. Verh. physikal.-medizin. Ges. Würzburg. Bd. 8.

KOLMER, W. und SCHEMINZKY, F., 1922: Finden sich Zwischenzellen bei den höheren Wirbeltieren? Arch. ges. Physiol. Bd. 194.

KOLOMBATOVIČ, G., 1882: Fische, welche in den Gewässern von Spalato beobachtet und überhaupt im adriatischen Meer registriert wurden. Spalato.

KULAJEW, S., 1927: Beobachtungen über die Veränderungen der Hoden des Flußbarsches (Perca fluviatilis L.) im Laufe des Jahres. Rev. zool. russe. Bd. 7.

— 1928: Keimzellen in den Samendrüsen des geschlechtsreifen Flußbarsches (Perca fluviatilis L.). Rev. zool. russe. Bd. 8.

KÜNNE, CL., 1928: Die bunte Grundel als Aquarienfisch. Bl. Aquarien- u. Terrarienkunde. Bd. 39.

KUNTZ, A., 1913: Notes on the habits, morphology of the reproductive organs, and embryology of the viriparous fish Gambusia affinis. Bull. U. S. Bureau of Fisheries. Bd. 33.

LAMS, 1904: Contribution à l'étude de la génèse du vitellus l'ovule des téléostéens. Arch. Anat. microscop. Bd. 6.

LANE, H., 1903/1904: The Ovarian Structures of the viviparous blind Fishes Lucifuga and Stygicola. Biol. Bull. Bd. 6.

LANGER, W. F., 1913: Beiträge zur Morphologie der viviparen Cyprinodontiden. Morph. Jahrb. Bd. 47.

LEBOUR, M., 1919: The Young of the Gobiidae from the Neighbourhood of Plymouth. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth. N. S. Bd. 12.

— 1920: The Eggs of Gobius minutus, pictus and microps. Ibid. N. S. Bd. 12.

— 1927: The Eggs and newly hatched Young of the Common Blennies from the Plymouth Neighbourhood. Ibid. Bd. 14.

MAC LEOD, J., 1881: Recherches sur la structure et le développement de l'appareil réproducteur femelle des Téléostéens. Arch. Biol. Bd. 2.

LEYDIG, F., 1893: Zur Kenntnis der Legeröhre des Bitterlings. Zool. Garten. Bd. 33.

LICKTEIG, A., 1913: Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 106.

LO BIANCO, S., 1909: Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitth. a. d. Zool. Station Neapel. Bd. 19.

LOEWE, FR., 1903: Über Neu- und Rückbildung im Ovarium vom Maifisch (Clupea alosa CUV.). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 63.

MARÉCHAL, J., 1905: Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei (mit einem Zusatz über das Ovarialei von Amphioxus lanceolatus und Ciona intestinalis). Anat. Anz. Bd. 16.

— 1907: Sur l'Ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres Chordates. Premier mémoire: Morphologie de l'élément chromosomique dans l'ovocyte I chez les sélaciens, les téléostéens, les tuniciers et l'Amphioxus. La Cellule. Bd. 24.

MAYENNE, V. A., 1927: Beobachtungen über die Veränderungen des Eierstockes des Barsches (Perca fluviatilis L.). Rev. zool. russe. Bd. 7.

MEEK, A., 1903: On the egg of a species of goby. Rept. Northumberland Sea Fish. Comm.

MONTGOMERY, TH., 1898: Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. Morphol. Bd. 15.

MRŠIĆ, W., 1923: Die Spätbefruchtung und deren Einfluß auf Entwicklung und Geschlechtsbildung, experimentell nachgeprüft an der Regenbogenforelle. Arch. f. mikr. Anat. Entw.-Mech. Bd. 98.

MÜLLER, JOH., 1854: Über zahlreiche Porenkanäle in der Eikapsel der Fische. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol.

MUNSON, J. P., 1912: A comparative Study of the Structure and Origin of the Yolk Nucleus. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8.

NARAIN, D., 1930: Cytoplasmic inclusions in the oogenesis of Ophiocephalus punctatus. Zeitschr. f. Zellf. und mikrosk. Anat. Bd. 11.

NICHITA, G., 1928: De l'atrésie folliculaire chez les vertébrés. Arch. Anat. micr. Bd. 24.

— 1928: Dégénérescence oocytaire chez Girardinus Guppyi. C. R. Assoc. Anat. Prague.

— 1928: Atrésie folliculaire chez Girardinus Guppyi. C. R. Acad. Sc. Paris. Bd. 186.

NOLL, F., 1877: Gewohnheiten und Eierlegen des Bitterlings. Zool. Garten. Jahrg. 18.

Nussbaum, M., 1880: Zur Differenzierung des Geschlechtes im Tierreich. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 18.
— 1912: Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. 6. Mittl. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 80.
Nussbaum, J., 1913: Zur Kenntnis des Verhaltens des Kernkörperchens und dessen Derivate bei der Ovogenese einiger Tiefseeknochenfische. Anat. Anz.. Anz. Bd. 43.
Olt, A., 1893: Lebensweise und Entwicklung des Bitterlings. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55.
Oordt, G. J. van, 1924: The significance of the interstitium testis in fishes. Proc. Roy. Acad. Amsterdam. Bd. 27.
— 1924: The relation of the testis to the secondary sex characters of the ten-spined stickleback. Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen. Bd. 19.
— 1924: Die Veränderungen des Hodens wahrend des Auftretens der sekundären Geschlechtsmerkmale bei Fischen. I. Gasterosteus pungitius L. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 102.
— 1925: The relation between the development of the secondary sex characters and the structure of the testis in the teleost Xiphophorus Helleri Heckel. British. Journ. exp. Biol. Bd. 3.
— 1926: Castration and implantation of gonads in Xiphophorus Helleri Heckel (Teleost). Proc. Roy. Acad. Amsterdam. Bd. 29.
Parat, M., 1928: Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme; Chondriome, vacuome (appareil de Golgi), enclaves, etc. pH, oxydases, peroxydases; rH de la cellule animale. Arch. d'Anat. microsc. Bd. 24.
Petersen, O. G., 1892: Om vore Kutlingers Æg og Ynglemaade. Vidensk. Meddelelser fra den naturh. Forening i Kjöbenhavn. Jahrg. 1891.
Petit, M., 1921: Observations sur certaines Poissons des côtés de Madagascar, présentant une adaption à la locomotion terrestre. Bull. Mus. Hist. nat. Bd. 27.
— 1922: Les Périophthalmes, Poissons fouisseurs. ibid. Bd. 28.
Pfeiffer, E., 1928: Die Entwicklung der keimleitenden Wege des Mannes. I. Die Entwicklung der Schaltstücke, des Hodennetzes und des Nebenhodens von der Geburt bis zur Geschlechtsreife. Zeitschr. f. mikrosk.-anat. Forsch. Bd. 15.
Philippi, E., 1909: Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleosteer Glaridichthys januarius und G. decem-maculatus in ihrem Einfluß auf Lebensweise, makroskopische und mikroskopische Anatomie. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 27.
Piéron, H., 1914: Quelques observations sur les mœurs du Blennius ocellaris L. Bull. Mus. Hist. nat. Bd. 20.
Pohl, H., 1923: Über das Epithel in den Samenblasen des Meerschweinchens. Anat. Anz. Bd. 57.
Raffaële, F., 1898: Osservazioni sulle uova di fondi dei pesci ossei del Golfo di Napoli e mari adiacenti. Boll. di Notizie Agrarie. Jahrg. 20.
Ransom, 1867: Observations on the ovum of osseous fishes. Phil. Trans. Roy. Soc. Bd. 157.

RATHKE, H., 1824: Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. II. Über die Geschlechtsteile der Fische. Neueste Schriften der Naturforsch. Ges. in Danzig. Bd. 1, H. 3.

— 1833: Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Blennius viviparus oder des Schleimfisches. Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Tiere. Teil II. Leipzig.

— 1836: Zur Anatomie der Fische. Müllers Arch. f. Physiologie.

RAUH, W., 1929: Das Chondriom in den ersten Keimzellen der Ratte. Eine Keimbahnuntersuchung. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 89.

RAUTHER, M., 1909: Das Kopulationsorgan von Clinus. In: Zoologische und anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika, ausgeführt in den Jahren 1903—1905 von LEONHARD SCHULTZE. Denkschr. Mediz.-Naturw. Ges. Jena. Bd. 3.

— 1925: Die Syngnathiden des Golfes von Neapel. Fauna e Flora del Golfo di Napoli. 36a. Monogr. Berlin.

— 1927: Echte Fische. In: BRONN: Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 6, Abt. 1, Lief. 1.

REDENZ, E., 1924: Versuch einer biologischen Morphologie des Nebenhodens. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 103.

REICHARD, A. C., 1910: Hydrographische Beobachtungen bei Helgoland in den Jahren 1893—1908. Wissensch. Meeresuntersuchungen, Abt. Helgoland. N. F. Bd. 10.

REICHEL, H., 1921: Die Saisonfunktion des Nebenhodens vom Maulwurf. Anat. Anz. Bd. 54.

REICHERT, 1856: Über die Micropyle der Fischeier. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol.

REINHARD, L., 1924: Die Entwicklung des Parablastes und seine Bedeutung bei den Teleostiern nebst der Frage über die Entstehung der Urgeschlechtszellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Mech. Bd. 103.

REMOTTI, E., 1924: Contributions à la physiologie de la goutte d'huile dans les oeufs de téléostéens. Arch. intern. de physiol. Bd. 22.

RETZIUS, G., 1911: Untersuchungen an Eiern von verschiedenen Wirbellosen und Wirbeltieren. B. Die Eier von Gobius niger L. Biol. Untersuch. N. F. Bd. 16. Jena.

— 1912: Zur Kenntnis der Hüllen und besonders des Follikelepithels an den Eiern der Wirbeltiere. Ibid. N. F. Bd. 17.

— 1914: Weiteres über die Struktur des Protoplasmas in den Eiern der Knochenfische. Ibid. N. F. Bd. 18. Jena.

RICHARDS, A. und THOMPSON, J., 1921: The migration of the primary sex cells of Fundulus heteroclitus. Biol. Bull. Bd. 40.

RIEDEL, K., 1914: Über Gardaseefische, namentlich die Fortpflanzung der Flußgrundel (Gobius fluviatilis BONELLI). Bl. Aquarien- u. Terrarienkunde. Jahrg. 25.

RISSO, A., 1826: Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale, et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes-Maritimes. Bd. 3. Paris.

ROHDE, E., 1903: Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 73.

ROMIEU, M., 1923: Etude histologique du testicule d'un plectognathe, l'Orthagoriscens mola SCHM. C. R. Ac. Sci. Paris. Bd. 176.

RYDER, J., 1882: Structure and Ovarian Incubation of Gambusia patrualis, a Top-minnow. Am. Nat. Bd. 16.

SAINT-JOSEPH, DE, 1880: Note sur les œufs de Gobius minutus var. minor, HEINCKE, Gobius microps KRÖYER. Bull. de la Soc. philomatique de Paris.

— 1893: Note complémentaire sur les œufs du Gobius minutus var. minor, HEINCKE, Gobius microps KRÖYER, et remarques sur quelques autres œufs de Poissons osseux. Ibid. 8. Sér. Bd. 5.

SCHARFF, R., 1880: On the Intra-Ovarian Egg of some Osseus Fishes. Quart. Journ. of microsc. Science. Bd. 28.

SCHEURING, L., 1925: Zeigt der Enddarm des Schlammbeißers (Misgurnus fossilis) Anpassung an erhöhte respiratorische Tätigkeit? Biol. Zentralblatt. Bd. 45.

— 1929: Die Wanderungen der Fische. Erster Teil. Ergebnisse der Biologie. Bd. 5. Berlin.

SCHIMPER, 1898: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena.

SCHMIDTLEIN, R., 1878: Beobachtungen über die Lebensweise einiger Seetiere innerhalb der Aquarien der Zoologischen Station. Mitt. a. d. Zool. Station Neapel. Bd. 1.

SCHNEIDER, G., 1895: Über die Entwicklung der Genitalkanäle bei Cobitis taenia und Phoxinus laevis. Mém. Acad. Sc. de St. Pétersbourg. Bd. 2.

SHANN, E., 1910: Some notes on the life history and rate of growth in Gobius minutus. Ann. Mag. Nat. Hist. S. 8. Bd. 5.

SINK, E., 1912: The origin of the germ cells in the toadfish (Opsanus tau). Mich. Acad. Soc. Rept. Nr. 14.

SMITT, F., 1896: On the habitat of Gobius elapsoides GTHR. Ann. Mag. Nat. Hist. S. 6. Bd. 18.

STEENSTRUP, J., 1865: Développement du Blennius viviparus. Arch. Sci. Biol. Univers. Bd. 24.

STEINDACHNER und KOLOMBATOVIČ, 1883: Beiträge zur Kenntnis der Fische der Adria. Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wissensch. Wien., Math.-Naturw. Klasse. Bd. 88, Abt. 1.

STEPHAN, P., 1902: Sur quelques points relatifs à l'évolution de la vésicule germinative des Téléostéens. Arch. d'Anat. microsc. Bd. 5.

— 1902: Sur quelques adaptions fonctionelles des cellules génitales des poissons osseux. Bibliographie anatomique. Bd. 10.

STIEVE, H., 1927: Die Entwicklung der Keimzellen und der Zwischenzellen in der Hodenanlage des Menschen. Zeitschr. f. mikrosk.-anat. Forsch. Bd. 10.

STROMSTEN, F., 1929: History of the germ cells in the Goldfish. Anat. Rec. Bd. 44.

STUHLMANN, F., 1887: Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter (Zoarces viviparus CUV.). Abh. naturw. Ver. Hamburg. Bd. 10.

SURBECK, G., 1900: Ein Copulationsorgan bei Cottus gobio L. Zool. Anz. Bd. 23.

— 1900: Das »Copulationsorgan« von Cottus gobio L. Ibid. Bd. 23.

TITSCHAK, E., 1921: Die sekundären Geschlechtsmerkmale von Gasterosteus aculeatus L. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 39.

TURNER, C. T., 1919: The seasonal Cycle in the Spermary of the Perch. Journ. of Morphol. Bd. 32.

UEXKÜLL, J. v., 1921: Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin.

ULMANN, R., 1923: Sur les voies excrétoires de l'appareil urogénital du Rhodeus amarus. Biologické spisy vysoké školy zvěrolékařské Brno, Česko-slovenská Republika. Bd. 2.

— 1923: Über die Rektal- und Urogenitalpapillen der Teleostier. Ibid. Bd. 2.

VAUPEL, J., 1929: The spermatogenesis of Lebistes reticulatus. Journ. Morph. and Physiol. Bd. 47.

VOGT, C., 1882: Sur l'ovaire des jeunes Vérons (Phoxinus laevis). Arch. Biol. Bd. 3.

WALDEYER, 1870: Eierstock und Ei. Leipzig.

WALLACE, 1904: Observations on ovarian ova and follicles in Teleostean and Elasmobranch fishes. Quart. Journ. Micr. Science. N. S. Bd. 47.

WEBER, M., 1887: Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Morph. Jahrb. Bd. 12.

— und BEAUFORT, F. DE, 1913: The Fishes of the Indo-Australian Archipelago. Leiden. Bd. 2.

WEISSHAUPT, E., 1925: Die Ontogenie der Genitalorgane von Girardinus reticulatus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 126.

WHEELER, J. F., 1924: The Growth of the Egg in the Dab (Pleuronectes limanda) Quart. Journ. micr. Science. N. S. Bd. 68.

WITSCHI, E., 1929: Studies on sex differentiation and sex determination in amphibians. I. Development and sexual differentiation of the gonads of Rana sylvatica. Journ. exp. Zool. Bd. 52.

L. Tabellen.

Tabelle 1. Fänge von *Periophthalmus chrysospilos* in Batavia und bei Belawan (Sumatra).

Fundort	Tag des Fanges	♀♀	♂♂	Untersuchte ♀♀	Ovar kurz n.d. Ablaichen Fehlen von F.	Ovar mit Embryonen	Wachstum von F. fast od. ganz beendet	Wachstum von F. nur teilw. beendet	juv. Ovar
Batavia	13.IX. 1926	17	3	14	—	—	7	5	2
	14.IX. 1926	21	6	15	6	--	3	5	1
	15.IX. 1926	17	7	17	7	—	2	4	4
	16.IX. 1926	25	14	25	2	—	8	11	4
	17.IX. 1926	12	33	1	—		—	—	1
	18.IX. 1926	8	35	7	—	—	—	3	4
	21.IX. 1926	8	38	4		1	—	—	3
	22.IX. 1926	7	33	4	—	—	1	1	2
	1.X. 1926	7	9	6	—	—	4	—	2
	30.X. 1926	2		2	—	—	2	--	—
	3.XI. 1926			8	2	—	2	3	1
	6.XI. 1926	167	98	152	29	—	72	37	14
	30.XII. 1926	65	44	67	6	1	57	3	—
	13.I. 1927	44	45	36	2	—	32	2	—
	Ende Febr. 1927	5	6	5	1	1	3	—	—
Lingulainsel b. Belawan	5.II. 1929	3		3	1	—	1	—	1
	18.II. 1929		3	19	-	-	13	2	4
	20.II. 1929		9	4	—	—	4	—	—
	Mitte März 1929			27	1	-	3	--	23

Tabelle 2. Befund an den Ovarien von *Periophthalmus chrysospilos*.
A: Batavia.

13. IX. 1926	P_7	Wachstum der großen Oocyten mit wenigen Ausnahmen beendet. F zahlreich, E sehr wenig, D nicht beobachtet, C weniger als F. B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_9	Vereinzelt voll ausgewachsene Eier. Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet; einige von ihnen zeigen Degenerationserscheinungen. F zahlreicher als E, D sparlich, C zahlreich, aber weniger als B, A und O vorhanden.
—	P_{74}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, E sehr wenig, D vereinzelt, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{75}	Junges Tier. D, E und F fehlen, C und B sehr zahlreich, A und O vorhanden.

13. IX. 1926.	P_{76}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Mit sehr wenigen, weit in der Degeneration fortgeschritten ausgewachsenen Eiern. F sehr zahlreich, Anfangsstadien von E spärlich, D vereinzelt, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{143}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, E fehlt, D sehr vereinzelt, C zahlreicher als D, B zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{144}	Wachstum der großen Oocyten noch nicht ganz beendet. F sehr zahlreich, E, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{145}	Wachstum der großen Oocyten nicht ganz abgeschlossen. Einzelne erwachsene Eier in Degeneration. F zahlreich, E und D sparlich, C zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{146}	Wie P_{143}.
—	P_{147}	Abgelaichtes Ovar. F fehlt, D und E wenig, C und B sehr zahlreich, A und O vorhanden. Zahlreiche noch nicht ausgewachsene Eier (Stadium D) in Degeneration. Desgleichen einige leere Follikel.
—	P_{148}	Wachstum der großen Oocyten noch nicht beendet. F zahlreich, E und D wenig, C zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{149}	Wachstum der großen Oocyten zum größten Teil beendet, einzelne in Degeneration. F sehr zahlreich, E und D wenig, C zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{150}	Wachstum der großen Oocyten fast beendet, einige in fortgeschrittener Degeneration. F sehr zahlreich, E und D vereinzelt, C zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{151}	Wachstum der großen Oocyten nur teilweise beendet. F zahlreich, D und E nicht so zahlreich wie F. Desgleichen C. B sehr zahlreich, A und O vorhanden. Nur sehr wenige, bereits weit fortgeschrittene Degenerationsstadien.
14. IX. 1926	P_{20}	Vereinzelt degenerierende leere Follikel. F fehlt, E vereinzelt, D zahlreicher als E, C und B sehr zahlreich, A und O vorhanden. Wenige degenerierende, noch nicht vollständig ausgewachsene Eizellen (Stadium D und E).
—	P_{21}	F und E fehlen; D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden. Vereinzelte degenerierende Eizellen (Stadium D) und Reste leerer Follikel.
—	P_{22}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet. F vereinzelt, E und D zahlreich, C wenig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.

14. IX. 1926.	P_{23}	Wachstum der großen Oocyten fast beendet. F sehr zahlreich, doch mindestens die Hälfte in Degeneration. E und D vereinzelt, C zahlreicher als D, B zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{24}	Vereinzelt leere Follikel und degenerierende Eizellen (Stadium D und E). F fehlt, E und D zahlreich, C weniger als E, B zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{25}	Junges Tier. D, E und F fehlen, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{26}	Wachstum der großen Oocyten; vereinzelte in Degeneration. F fehlt, E sehr zahlreich, D und C weniger als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{27}	Vereinzelt leere Follikel und degenerierende Eizellen (Stadium E). F fehlt, E vereinzelt, D zahlreich, weniger als B; A und O vorhanden.
—	P_{28}	Wachstum der großen Oocyten fast beendet. F sehr zahlreich, E vereinzelt, D fehlt, C zahlreicher als E, B zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{29}	Wachstum der großen Oocyten. Zahlreiche leere Follikel. F fehlt, E zahlreich, D etwas weniger zahlreich als E, C zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{30}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. Vereinzelte in Degeneration, besonders Stadium D und E. F sehr zahlreich, E vereinzelt, D zahlreicher als E, C weniger als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{31}	Nur wenige große Oocyten haben ihr Wachstum beendet; vereinzelt leere Follikel. F sehr wenig, E sehr zahlreich, D weniger als E, aber immer noch zahlreich, desgleichen C und B, A und O vorhanden.
—	P_{32}	Wenige große Oocyten haben ihr Wachstum beendet; leere Follikel und vereinzelt Reste degenerierter Eizellen. F sehr wenig, E sehr zahlreich, D weniger als E, desgleichen C und B, A und O vorhanden.
—	P_{33}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, D und E fehlen, B zahlreich, C weniger als B, A und O vorhanden.
—	P_{34}	Wachstum der großen Oocyten noch nicht beendet. F zahlreich, E vereinzelt, D zahlreicher als E, aber weniger als F, desgleichen C, welches Stadium weniger zahlreich als D ist, B zahlreich, A und O vorhanden.
15. IX. 1926	Ca_2	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln. F und E fehlen, D sehr zahlreich, vereinzelt in Degeneration; C bedeutend weniger als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	Ca_4	Junges Ovar, in welchem die Stadien D—F fehlen, C zahlreich, doch weniger als D; A und O vorhanden.

15. IX. 1926	Ca_5	Wachstum der großen Oocyten. F fehlt, E und D zahlreich, desgleichen C, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	Ca_6	Wachstum der großen Oocyten fast beendet. F sehr zahlreich, D und E vereinzelt, C zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	Ca_8	Junges Ovar, in welchem F fehlt. E nur wenig vorhanden (Anfangsstadien), ebenso D; C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{55}	Abgelaichtes Ovar. F fehlt, zahlreiche degenerierende leere Follikel; E vereinzelt, D zahlreich, C weniger als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{56}	Wachstum der großen Oocyten noch nicht abgeschlossen. F zahlreich, E und D vereinzelt, C zahlreicher als D, aber weniger als F, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{57}	Wachstum der großen Oocyten noch nicht abgeschlossen. Vereinzelt Reste degenerierender Eier und leeren Follikelepithels. F zahlreich, E vereinzelt, desgleichen D, das zahlreicher als E ist; C und B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{58}	Vor kurzem abgelaicht, da noch gut erhaltene leere Follikel vorhanden. F vereinzelt, aber stets in Degeneration, E fehlt, D zahlreich, C weniger als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{59}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, E fehlt, D vereinzelt, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{60}	Abgelaichtes Ovar mit Resten von leeren Follikeln und degenerierenden Eiern (Stadium F). Große Oocyten im Anfang des Wachstums. F fehlt. E und D zahlreich, wobei D stellenweise haufiger ist; C weniger als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{61}	Abgelaichtes Ovar mit Resten leerer Follikel und degenerierender Eier (Stadium F). Große Oocyten im Anfang des Wachstums. F fehlt, E vereinzelt, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{62}	Junges Ovar. D, E und F fehlen, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{63}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet. Vereinzelt degenerierende Eizellen und Reste leerer Follikel. F zahlreich, E weniger als F, D vereinzelt, C und B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{64}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet. Vereinzelt degenerierende leere Follikel und spärlich degenerierende Eier. F, D und C ungefähr gleich, E weniger zahlreich; D sehr zahlreich, A und O vorhanden.

15. IX. 1926	P_{65}	Junges Ovar. D, E und F fehlen, C zahlreich, B sehr reich, A und O vorhanden.
16. IX. 1926	Ca_7	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet. Vereinzelte Reste degenerierender Eizellen; zahlreiche leere degenerierende Follikel. F häufig, E und D weniger zahlreich; C und B sehr häufig, A und O vorhanden.
—	Ca_9	Wachstum der großen Oocyten fast beendet. Sehr spärliche Reste von degenerierenden leeren Follikeln. F sehr zahlreich, E und D vereinzelt, desgleichen C, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	Ca_{10}	Ovar mit zahlreichen Resten degenerierender Eizellen. F fehlt, E vereinzelt, D zahlreicher als E, B und C sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	Ca_{11}	Kurz vor Konservierung abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln. F fehlt, E häufig; D zahlreicher als E, ungefähr dieselbe Menge wie C; B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	Ca_{12}	Wachstum der großen Oocyten fast beendet. F sehr zahlreich; E und D vereinzelt; C zahlreicher als E und D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{35}	Wachstum der großen Oocyten noch nicht ganz beendet. Vereinzelt degenerierende Eizellen; Reste leerer Follikel ziemlich zahlreich. F häufig, E vereinzelt, D zahlreicher als E, aber etwas weniger als D, C weniger als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{36}	Wachstum der großen Oocyten fast beendet. Sehr spärlich degenerierende Eizellen F sehr zahlreich, vereinzelt E, D sehr spärlich, C zahlreicher als E, aber weniger als F, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{37}	Wachstum der großen Oocyten noch nicht ganz beendet. F sehr zahlreich, E und D vereinzelt; C zahlreicher als D; B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{38}	Wie P_{37}.
—	P_{39}	Junges Ovar. F, E und D fehlen, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{40}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet. F sehr spärlich, E, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{41}	Wie P_{37}.
—	P_{42}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. Vereinzelt degenerierende Eier und leere Follikel. F zahlreich, E häufig, D vereinzelt, C zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{43}	Wie P_{39}.
—	P_{44}	Junges Ovar. F und E fehlen, D vereinzelt, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.

16. IX. 1926	P_{45}	Nur vereinzelte Oocyten haben ihr Wachstum beendet. F vereinzelt, E zahlreich, D sehr zahlreich, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{46}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. F sehr zahlreich, E sehr sparlich, D häufig, C weniger als D, aber zahlreicher als E; B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{47}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet. F zahlreich, E häufig, D spärlich, C haufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{48}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet. F zahlreich, E häufig, D spärlich, C wie E, B sehr zahlreich; A und O vorhanden.
—	P_{49}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet. Wie P_{48}.
—	P_{50}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Wie P_{37}.
—	P_{51}	Junges Ovar. Wie P_{39}.
—	P_{52}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Wie P_{37}.
—	P_{53}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Wie P_{37}.
—	P_{54}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. F zahlreich, E recht haufig, D vereinzelt, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
17. IX. 1926	Ca_1	Junges Ovar. F und E fehlen, D vereinzelt, teilweise in Degeneration, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
18. IX. 1926	Ca_{66}	Junges Ovar. F, E und D fehlen, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	Ca_{67}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet; vereinzelt in Degeneration. F zahlreich, E haufig, D etwas weniger als E, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{69}	Junges Ovar. Wie Ca_{66}.
—	P_{70}	Nur sehr wenige große Oocyten haben das Wachstum beendet. Vereinzelte degenerierende Eizellen. F vereinzelt, E und D zahlreich, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{71}	Junges Ovar, vereinzelt degenerierende Oocyten. F und E fehlen, D häufig, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{72}	Junges Ovar. Wie P_{69}.
—	P_{73}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. Wie P_{69}.
21. IX. 1926	P_{116}	Junges Ovar. F, E und D fehlen, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.

21. IX. 1926	P_{117}	Junges Ovar. Wie P_{116}.
—	P_{118}	Junges Ovar, mit vereinzelten degenerierenden Oocyten. F und E fehlen, D vereinzelt, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	$P_{118}a$	Ovar mit Embryonen mit Schluß der Medullarrinne. F fehlt, E spärlich, D und C zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
22. IX. 1926	P_{157}	Junges Ovar mit vereinzelten degenerierenden Oocyten. F und E fehlen, D zahlreich, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{158}	Junges Ovar. Wie P_{157}.
—	P_{159}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet; mit zahlreichen degenerierenden Oocyten. F vereinzelt, E zahlreich, D etwas weniger als E, C vereinzelt, B sehr zahlreich. A und O vorhanden.
—	P_6	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, Anfangsstadien von E sehr spärlich, D vereinzelt, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
1. X. 1926	P_{152}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, E fehlt, D und C vereinzelt, doch D etwas zahlreicher als C; B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{153}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. F sehr zahlreich, E sehr spärlich, D zahlreicher als E, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{154}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Wie P_{153}.
—	P_{155}	Junges Ovar; die größeren Oocyten in Degeneration. F, E und D fehlen, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{156}	Junges Ovar; die größeren Oocyten in Degeneration. F, E und D fehlen, C häufig, etwas zahlreicher als bei P_{155}; B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_1	Wachstum der großen Oocyten beendet, mit zahlreichen in der Degeneration weniger oder weiter vorgeschrittenen ausgewachsenen Eizellen. F sehr zahlreich, Anfangsstadien von E sehr spärlich; D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
30. X. 1926	P_{160}	Reifes Ovar. Alle ausgewachsenen Oocyten in Degeneration. F und E fehlen, D vereinzelt, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{161}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. F sehr zahlreich, vereinzelt in Degeneration, E sehr spärlich, D fehlt, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.

3. XI. 1926	P_{88}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Vereinzelt jüngere Stadien. E und D in Degeneration. F sehr zahlreich, E sehr vereinzelt, D vereinzelt, C vereinzelt, aber zahlreicher als D; B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{89}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. Vereinzelt degenerierende Oocyten und leere Follikel. F zahlreich, E häufig, D vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{90}	Ovar kurz nach dem Ablaichen. Zahlreiche leere Follikel und vereinzelt ausgewachsene Oocyten, die zu degenerieren beginnen. Normale F fehlen; E zahlreich, D etwas häufiger als E; C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{91}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden Eizellen (Stadium D, E), teilweise nur noch geringe Reste vorhanden. F und E fehlen, D zahlreich, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{92}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. Vereinzelte degenerierende Oocyten und zahlreiche leere Follikel. F zahlreich, E etwas weniger als F, D vereinzelt, C ebenso zahlreich wie E; B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{93}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen ausgewachsenen Oocyten, welche zu degenerieren beginnen. F fehlt, E und D häufig, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{94}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise abgeschlossen. F zahlreich, E etwas weniger als F, D etwas weniger als E, C vereinzelt, D sehr zahlreich, A und O vorhanden.
	P_{95}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. F sehr zahlreich, E und D sehr vereinzelt, C etwas häufiger als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
6. XI. 1926	P_{100}	Wachstum der großen Oocyten ganz beendet. F sehr zahlreich, E fehlt, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{101}	Wachstum der großen Oocyten ganz beendet; vereinzelt Reste degenerierender Oocyten. Wie P_{100}.
—	P_{102}	Wachstum der großen Oocyten ganz beendet; vereinzelt degenerierende Oocyten. Wie P_{101}.
—	P_{103}	Wachstum der großen Oocyten ganz beendet; degenerierende ausgewachsene Eizellen etwas zahlreicher als bei P_{102}. Sonst wie P_{101}.
—	P_{104}	Wie P_{101}.
—	P_{105}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. F sehr zahlreich, E sehr spärlich, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.

6. XI. 1926	P_{106}	Wie P_{101}.
—	P_{107}	Wie P_{101}.
—	P_{108}	Wie P_{101}.
—	P_{109}	Wie P_{101}.
—	P_{110}	Wie P_{101}.
—	P_{111}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Wie P_{105}.
—	P_{112}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Vereinzelt Reste degenerierender Oocyten. Sonst wie P_{111}.
—	P_{113}	Wie P_{101}.
—	P_{114}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, Anfangsstadien von E sehr spärlich, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{115}	Wie P_{101}.
—	P_{260}	Wie P_{101}.
—	P_{261}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Wie P_{105}.
—	P_{262}	Junges Ovar. F und E fehlen, D häufig, C und B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{263}	Wachstum der großen Oocyten nur vereinzelt beendet; zahlreiche degenerierende, fast ausgewachsene Oocyten. F vereinzelt, E sehr zahlreich, C zahlreich, D etwas weniger als C, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{264}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet; vereinzelt degenerierende Oocyten (E und F). F zahlreich, E etwas weniger als F; D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{265}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet; zahlreiche degenerierende ausgewachsene Oocyten. Wie P_{105}.
—	P_{266}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet; vereinzelt degenerierende Oocyten. Wie P_{265}.
—	P_{267}	Junges Ovar mit zahlreichen degenerierenden Oocyten. F fehlt, E zahlreich, D und C etwas weniger als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{268}	Wachstum der großen Oocyten beendet; fast die Hälfte in Degeneration. F häufig, E etwas weniger als F, D vereinzelt, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{269}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden jüngeren Oocyten. F und E fehlen, D und C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{270}	Junges Ovar, in welchem das Wachstum der Oocyten noch nicht beendet ist. Vereinzelt degenerierende jüngere Oocyten. Wie P_{267}.

6. XI. 1926	P_{271}	Wachstum der großen Oocyten vereinzelt beendet; vereinzelt Reste leerer Follikel und degenerierende Oocyten. F vereinzelt, E zahlreich, D weniger als C, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{272}	Abgelaichtes Ovar mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen und zahlreichen leeren Follikeln. F und E fehlen, D vereinzelt, C und B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{273}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet. F zahlreich, E bedeutend weniger als F, D vereinzelt, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{274}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln. F und E fehlen, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{275}	Junges Ovar mit vereinzelten degenerierenden jungen Oocyten. Wie P_{262}.
—	P_{276}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. F zahlreich, E vereinzelt, D sehr spärlich, C sehr zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{277}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und vereinzelten degenerierenden jungeren Oocyten. Wie P_{272}.
—	P_{278}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. Der größte Teil derselben zeigt Degenerationserscheinungen. Daneben Reste degenerierender Eizellen. F zahlreich, E und D vereinzelt, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{279}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Wie P_{100}.
—	P_{280}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, vereinzelt degenerierende ausgewachsene Oocyten. Wie P_{105}.
—	P_{281}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Sie befinden sich mindestens zur Halfte in Degeneration. Sonst wie P_{279}.
—	P_{282}	Wie P_{279}.
—	P_{283}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Wie P_{280}.
—	P_{284}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet. F sehr häufig, E vereinzelt, D etwas weniger als E; C etwas haufiger als F; B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{285}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln. F sehr sparlich, zeigen die ersten Anzeichen der Degeneration. E vereinzelt, D etwas haufiger als E, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{286}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Wie P_{100}.
—	P_{287}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Wie P_{100}.
—	P_{288}	Wie P_{279}.

6. XI. 1926	P_{289}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Sie befinden sich etwa zur Hälfte in Degeneration, welche teilweise sehr weit fortgeschritten ist. Sonst wie P_{100}.
—	P_{290}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Vereinzelt Reste degenerierender Oocyten. Sonst wie P_{100}.
—	P_{291}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. Vereinzelt degenerierende jungere Oocyten. F zahlreich, E etwas weniger als F; D und C sparlich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{292}	Wie P_{279}.
—	P_{293}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Vereinzelt Reste degenerierender Oocyten. Sonst wie P_{100}.
—	P_{294}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Vereinzelte ausgewachsene Eier in Degeneration. F sehr zahlreich, E vereinzelt, D zahlreich, C etwas zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{295}	Wie P_{279}.
—	P_{296}	Wachstum der großen Oocyten beendet, mit mehr oder minder weit in der Degeneration fortgeschrittenen ausgewachsenen Eiern. Sonst wie P_{100}.
—	P_{297}	Noch nicht abgelaichtes junges Ovar mit zahlreichen degenerierenden jungeren Oocyten (Stadium E und D). F sehr sparlich, E und D zahlreich, desgleichen C, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{298}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet. F sehr zahlreich, E vereinzelt, stellenweise häufig, D etwas weniger als E, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{299}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit zahlreichen degenerierenden alteren Oocyten. F zahlreich, E haufig, D weniger als E, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A vorhanden.
—	P_{350}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Sehr sparlich Reste degenerierender Oocyten. Wie P_{280}.
—	P_{351}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. F zahlreich, E haufig, D und C sparlich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{352}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet, mit zahlreichen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{351}.
—	P_{353}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Wie P_{279}.
—	P_{354}	Junges Ovar. Alle Stadien E in Degeneration. F und normale E fehlen, D und C häufig, B zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{355}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit zahlreichen degenerierenden Oocyten (Stadien F und E). Wie P_{351}.

6. XI. 1926	P_{356}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. F sehr zahlreich, E und D vereinzelt, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{357}	Wachstum der großen Oocyten nur vereinzelt beendet; teilweise befinden sich dieselben in Degeneration. F vereinzelt, E sehr zahlreich, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{358}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. F sehr zahlreich, E vereinzelt, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{359}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Wie P_{358}.
—	P_{360}	Wie P_{358}.
—	P_{361}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet; die meisten erwachsenen Eier befinden sich jedoch in Degeneration. Normale F spärlich, E häufig, D spärlich, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{362}	Wachstum der großen Oocyten beendet; mit zahlreichen mehr oder minder weit degenerierten erwachsenen Eiern. Wie P_{101}.
—	P_{363}	Wie P_{279}.
—	P_{364}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden erwachsenen Eizellen. F und E fehlen, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{365}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Wie P_{358}.
—	P_{366}	Frisch abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln. Vereinzelt noch erwachsene Eier, welche aber zu degenerieren beginnen. F fehlt, E vereinzelt, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{367}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden jüngeren Oocyten (Stadium E). F und E fehlen, D sehr zahlreich, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{368}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Ein großer Teil der ausgewachsenen Eier befindet sich in Degeneration. Wie P_{101}.
—	P_{369}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen Resten leerer Follikel und sehr wenigen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{366}.
—	P_{370}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet; vereinzelt Reste degenerierender Eizellen. F zahlreich, E etwas weniger als F, D vereinzelt; C zahlreicher als D, aber weniger als E; B sehr zahlreich, A und O vorhanden.

6. XI. 1926	P_{371}	Wachstum der großen Oocyten beendet, mit zahlreichen mehr oder minder fortgeschrittenen degenerierenden Oocyten. Wie P_{101}.
—	P_{372}	Wachstum der großen Oocyten beendet, mit einzelnen degenerierenden großen Oocyten. Wie P_{101}.
—	P_{373}	Wachstum der großen Oocyten fast beendet. F sehr zahlreich, E vereinzelt, D sehr spärlich, C vereinzelt. B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{374}	Ovar kurz nach dem Ablaichen. Zahlreiche leere Follikel und degenerierende Oocyten (Stadium F). Wie P_{366}.
—	P_{375}	Junges Ovar mit sehr wenigen degenerierenden jungen Oocyten (Stadium E). F fehlt, E sehr spärlich, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{376}	Ovar kurz nach dem Ablaichen. Wie P_{366}.
—	P_{377}	Junges Ovar mit zahlreichen degenerierenden Oocyten (Stadium E und D). Wie P_{375}.
—	P_{378}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. F zahlreich, E etwas weniger als F, D vereinzelt, C zahlreich, ungefähr wie E; B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{379}	Junges Ovar mit vereinzelten jungen degenerierenden Oocyten (Stadium E und D). Wie P_{375}.
—	P_{380}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und etwas weniger zahlreichen degenerierenden ausgewachsenen Oocyten. F fehlt, E sehr spärlich, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{381}	Ovar nach dem Ablaichen. Wie P_{374}.
—	P_{382}	Ovar nach dem Ablaichen, wie P_{371}. Nur weniger degenerierende Oocyten.
—	P_{383}	Ovar nach dem Ablaichen. Wie P_{382}.
—	P_{384}	Wachstum der großen Oocyten beendet; zahlreiche degenerierende ausgewachsene Eizellen. Wie P_{101}.
—	P_{385}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Ein großer Teil derselben zeigt beginnende Degeneration. Wie P_{101}.
—	P_{386}	Wachstum der großen Oocyten beendet; mit zahlreichen weit fortgeschrittenen degenerierenden ausgewachsenen Oocyten. Sonst wie P_{101}.
—	P_{387}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit zahlreichen degenerierenden ausgewachsenen Oocyten. F und E zahlreich, D vereinzelt, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{389}	Wachstum der großen Oocyten zum größten Teil beendet. Wie P_{373}.
—	P_{390}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden Oocyten (Stadium E). Normale E sehr wenig, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.

6. XI. 1926	P_{391}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden Oocyten (Stadium E). F fehlt, normale E zahlreich, D etwas weniger als E, C wie D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{392}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen bereits stark degenerierten ausgewachsenen Eiern. F und E fehlen, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{393}	Wachstum der großen Oocyten zum größten Teil beendet, mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eiern. Wie P_{373}.
—	P_{394}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. F sehr zahlreich, E und D vereinzelt, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{395}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen und jüngeren Oocyten. F sehr zahlreich, E und D vereinzelt, C haufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{396}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit spärlichen degenerierenden Eizellen. Wie P_{395}.
—	P_{397}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit zahlreichen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen in den verschiedensten Degenerationsstadien. Normale F vereinzelt, E zahlreich, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{398}	Ovar mit Resten leerer Follikel und in der Degeneration weit fortgeschrittenen ausgewachsenen Eizellen. F fehlt, E sehr zahlreich, D vereinzelt, C zahlreich. B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{399}	Kurz vor der Konservierung abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. F fehlt, E sehr spärlich, D sehr zahlreich, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O handen.
—	P_{400}	Wie P_{399}, nur ist E noch spärlicher vorhanden.
—	P_{401}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und degenerierenden erwachsenen Eizellen, welche besonders zahlreich im cranialen Abschnitt sind. Wie P_{399}.
—	P_{402}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{373}.
—	P_{403}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Sonst wie P_{373}.
—	P_{404}	Wie P_{373}.
—	P_{405}	Wie P_{373}.
—	P_{406}	Wie P_{373}.

6. XI. 1926	P_{407}	Abgelaichtes Ovar mit Resten leerer Follikel und zahlreichen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{399}.
—	P_{408}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, mit zahlreichen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{394}.
—	P_{409}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit zahlreichen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. F zahlreich, E etwas weniger als F, D vereinzelt, C wie E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{410}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit wenigen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Sonst wie P_{409}.
—	P_{411}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, mit zahlreichen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{409}.
—	P_{412}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. F fehlt, E vereinzelt, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{413}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, mit zahlreichen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. F zahlreich, E und D vereinzelt, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{415}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und vereinzelten degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Sonst wie P_{412}.
—	P_{416}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Wie P_{101}.
—	P_{417}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Oocyten. Wie P_{394}.
—	P_{418}	Wie P_{417}.
—	P_{419}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{412}.
—	P_{420}	Wachstum der großen Oocyten zum kleinen Teil beendet. F vereinzelt, E sehr zahlreich, D vereinzelt, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{421}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Sonst wie P_{408}.
—	P_{422}	Wie P_{421}.
—	P_{423}	Wie P_{421}.
—	P_{424}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet, mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Sonst wie P_{420}.
—	P_{425}	Wie P_{424}.

6. XI. 1926	P_{426}	Wie P_{421}.
—	P_{427}	Junges Ovar mit spärlichen Resten degenerierender Eizellen. Wie P_{375}.
—	P_{428}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet; ein großer Teil der ausgewachsenen Eizellen befindet sich in Degeneration. Wie P_{394}.
—	P_{429}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit Resten leerer Follikel und mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{420}.
—	P_{430}	Wie P_{429}.
—	P_{431}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{420}.
—	P_{432}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Wie P_{101}.
—	P_{433}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Wie P_{101}.
—	P_{434}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{394}.
—	P_{435}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und Resten degenerierender Eizellen. F fehlt, E vereinzelt, D sehr zahlreich, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{436}	Junges Ovar mit zahlreichen degenerierenden jüngeren Oocyten (Stadium E und D). F fehlt, E vereinzelt, D sehr zahlreich, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{437}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und Resten degenerierender Eizellen. Wie P_{435}.
—	P_{438}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet, mit zahlreichen Resten leerer Follikel und einzelnen degenerierenden Eizellen. F vereinzelt, E zahlreich, D vereinzelt, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{439}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden Eizellen. F fehlt, E sehr spärlich, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{440}	Abgelaichtes Ovar wie P_{439}.
—	P_{441}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. Wie P_{399}.
—	P_{442}	Wachstum der großen Oocyten beendet, mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{101}.
—	P_{443}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit einzelnen degenerierenden Eizellen. F zahlreich, E und D vereinzelt, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.

6. XI. 1926	P_{444}	*Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Sonst wie P_{439}.*
—	P_{445}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen in Rückbildung befindlichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. F fehlt, E vereinzelt, D sehr zahlreich, C vereinzelt, aber etwas zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{446}	Abgelaichtes Ovar wie P_{445}.
—	P_{447}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. F zahlreich, E vereinzelt, D und C etwas zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
30. XII. 1926	P_{189}	Ovar nach dem Ablaichen, mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. F fehlt, E vereinzelt, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{190}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, E fehlt, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{191}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. F sehr zahlreich, E sehr sparlich, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{192}	Wie P_{191}.
—	P_{193}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. F sehr zahlreich, E sparlich, D und C vereinzelt (etwas zahlreicher als E), B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{194}	Wie P_{191}.
—	P_{195}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen nicht abgelaichten ausgewachsenen Eiern. F (normal) fehlt, E sehr zahlreich, D und C sparlich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{196}	Wie P_{191}.
—	P_{197}	Wie P_{193}.
—	P_{198}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet mit einzelnen degenerierenden Eizellen. Sonst wie P_{191}.
—	P_{199}	Wie P_{191}.
—	P_{200}	Wie P_{191}.
—	P_{201}	Wie P_{191}.
—	P_{202}	Wie P_{198}.
—	P_{203}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, E fehlt, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{204}	Wie P_{191}.
—	P_{205}	Wie P_{191}.
—	P_{206}	Wie P_{191}.

30. XII. 1926	P_{207}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eiern. F (normal) fehlt, E sehr zahlreich, D vereinzelt, C spärlich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{208}	Wie P_{191}.
—	P_{209}	Wie P_{191}.
—	P_{210}	Wie P_{191}.
—	P_{211}	Wie P_{191}.
—	P_{212}	Ovar mit jungen Embryonalstadien. F fehlt, E vereinzelt, D und C etwas zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{213}	Wie P_{191}.
—	P_{214}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. F sehr zahlreich, E vereinzelt, D zahlreich, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{215}	Wie P_{191}.
—	P_{216}	Wie P_{191}.
—	P_{217}	Wie P_{191}.
—	P_{218}	Wie P_{191}.
—	P_{219}	Wie P_{191}.
—	P_{220}	Wie P_{191}.
—	P_{221}	Wie P_{191}.
—	P_{222}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. F (normal) fehlt, E sehr zahlreich, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{223}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. F sehr zahlreich, E etwas zahlreicher als bei P_{191} vertreten, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{224}	Wie P_{191}.
	P_{225}	Wie P_{191}.
—	P_{226}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet. F sehr zahlreich, E sehr spärlich, D zahlreich, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{227}	Wie P_{191}.
—	P_{228}	Wie P_{191}.
—	P_{229}	Wie P_{191}.
—	P_{230}	Wie P_{191}.
—	P_{231}	Wie P_{191}.
—	P_{232}	Wie P_{191}, nur mit einigen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen.
—	P_{233}	Wie P_{191}.
—	P_{234}	Wie P_{191}.
—	P_{235}	Wie P_{191}.
—	P_{236}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln. Wie P_{222}.
—	P_{237}	Wie P_{191}.

30. XII. 1926	P_{238}	Wie P_{191}.
—	P_{239}	Wie P_{191}.
—	P_{240}	Wie P_{191}.
—	P_{241}	Wie P_{191}.
—	P_{242}	Wie P_{191}.
—	P_{243}	Wie P_{191}.
—	P_{244}	Wie P_{191}.
—	P_{245}	Wie P_{191}.
—	P_{246}	Wie P_{191}.
—	P_{247}	Wie P_{191}.
—	P_{248}	Wie P_{191}.
—	P_{249}	Wie P_{191}, nur mit sehr wenigen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen.
—	P_{250}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. Wie P_{222}.
—	P_{251}	Wie P_{191}.
—	P_{252}	Wie P_{191}.
—	P_{253}	Wie P_{191}.
—	P_{254}	Wie P_{191}.
—	P_{255}	Wie P_{191}.
13. I. 1927	P_{79}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit zahlreichen leeren Follikeln. F und E zahlreich, wobei die Zahl von F etwas geringer ist als diejenige von E. D vereinzelt, C häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{80}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, E fehlt, D vereinzelt, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{81}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet. F sehr zahlreich, E spärlich, D und C recht häufig, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{82}	Wie P_{81}.
—	P_{83}	Wie P_{81}.
—	P_{84}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, mit zahlreichen fast zurückgebildeten leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden, bereits ausgewachsenen Eiern. Sonst wie P_{81}.
—	P_{IV}	Wachstum der großen Oocyten beendet, mit einzelnen Resten leerer Follikel. F sehr zahlreich, Anfangsstadien von E sehr spärlich, D vereinzelt, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{V}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Wie P_{IV}.
—	P_{Vb}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Wie P_{IV}.
—	P_{85}	Wie P_{81}.
—	P_{86}	Wie P_{81}.
—	P_{87}	Wie P_{81}.

13. I. 1927	P_{119}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, mit sehr zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degerierenden ausgewachsenen Eiern. F sehr zahlreich, E spärlich, D und C etwas zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{120}	Wie P_{81}.
—	P_{121}	Abgelaichtes Ovar, mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen, nicht abgelaichten, aber bereits in Degeneration befindlichen Eiern. F (normal) fehlt, E sehr zahlreich, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{122}	Wie P_{81}.
—	P_{123}	Wie P_{81}.
—	P_{124}	Wie P_{81}.
—	P_{125}	Wie P_{81}.
—	P_{126}	Abgelaichtes Ovar, mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen, nicht abgelaichten aber bereits in Degeneration befindlichen Eiern. Wie P_{119}.
—	P_{127}	Wie P_{81}.
—	P_{128}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, mit einzelnen Resten leerer Follikel. Sonst wie P_{81}.
—	P_{129}	Wie P_{81}.
—	P_{130}	Wie P_{81}.
—	P_{131}	Wie P_{81}.
—	P_{132}	Wie P_{81}.
—	P_{133}	Wie P_{81}.
—	P_{134}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, mit spärlichen Resten leerer Follikel. F sehr zahlreich, E und D vereinzelt, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{135}	Wie P_{81}.
—	P_{136}	Wie P_{81}.
—	P_{137}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet, mit zahlreichen leeren Follikeln. F und E zahlreich, D vereinzelt, C zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{138}	Wie P_{81}.
—	P_{139}	Wie P_{81}.
—	P_{140}	Wie P_{81}.
—	P_{141}	Wie P_{81}.
—	P_{142}	Wie P_{81}.
Ende Febr. 1927	P_{256}	Abgelaichtes Ovar mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen nicht abgelaichten, degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. F (normal) fehlt, E und D zahlreich, C etwas weniger als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.

Ende Febr. 1927	P_{257}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, E sehr spärlich, D und C zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
--	P_{258}	Wie P_{257}.
--	P_{259}	Ovar mit jungen Embryonen. F fehlt, E sehr spärlich, nicht zahlreicher als in P_{257}; D und C zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
-	P_{III}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, Anfangsstadien von E sehr spärlich, D vereinzelt, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
		B: Lingula-Insel bei Belawan (Sumatra).
5. II. 1929	P_{76}	Ovar mit jungen Embryonen. F fehlt, E spärlich, etwas zahlreicher als in P_{259} vorhanden. D und C zahlreicher als E. B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{77}	Ovar mit ausgewachsenen Oocyten, von welchen sich einzelne in Degeneration befinden. F sehr zahlreich, E sehr spärlich, D und C etwas zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{78}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden Eizellen vom Stadium E. F fehlt, E und D zahlreich, C etwas weniger als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
18. II. 1929	P_{348}	Junges Ovar mit sehr wenigen degenerierenden Eizellen (Stadium D), F, E und D fehlen, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{349}	Junges Ovar wie P_{348}.
—	P_{350}	Junges Ovar wie P_{348}.
—	P_{351}	Junges Ovar wie P_{348}.
—	P_{352}	Wachstum der großen Oocyten beendet, mit einzelnen leeren Follikeln und zahlreichen degenerierenden Oocyten. F zahlreich, Anfangsstadien von E uud D vereinzelt, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
-	P_{353}	Wachstum der großen Oocyten beendet, mit sehr wenigen degenerierenden Eizellen. Sonst wie P_{352}.
—	P_{354}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Sonst wie P_{352}.
—	P_{355}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Sonst wie P_{352}.
—	P_{356}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Sonst wie P_{352}.
—	P_{357}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Sonst wie P_{352}.
—	P_{358}	Wachstum der großen Oocyten beendet. Sonst wie P_{352}.
—	P_{359}	Wie P_{352}.
—	P_{360}	Wie P_{352}.
—	P_{361}	Wie P_{352}.
—	P_{362}	Wie P_{352}.
—	P_{363}	Wie P_{352}.

18. II. 1929	P_{364}	Wachstum der großen Oocyten fast ganz beendet, mit einigen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. F sehr zahlreich, E vereinzelt, C und D etwas zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{365}	Wachstum der großen Oocyten teilweise beendet, mit zahlreichen Resten leerer Follikel. F zahlreich, E etwas weniger als F, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{366}	Wachstum der großen Oocyten erst teilweise beendet, mit zahlreichen Resten leerer Follikel und einzelnen bereits weitgehend degenerierten Eizellen. F zahlreich, E etwas weniger als F, D und C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
20. II. 1929	P_{96}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, E sehr spärlich, D und C etwas zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{97}	Wachstum der großen Oocyten beendet, mit einzelnen leeren Follikeln. Sonst wie P_{96}.
—	P_{98}	Wie P_{96}.
—	P_{99}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, E sehr sparlich, D zahlreich, C etwas weniger als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
März 1929	P_{162}	Sämtliche große Oocyten, welche ihr Wachstum beendet haben, befinden sich in Degeneration. Normale F und E fehlen, D sehr spärlich, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{163}	Junges Ovar mit einzelnen früheren Stadien von E, die sich aber in Degeneration befinden. F fehlt, normale E fehlen, D vereinzelt, C etwas zahlreicher als D, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{164}	Junges Ovar. F, E und D fehlen, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{165}	Wachstum der großen Oocyten beendet, mit einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. F sehr zahlreich, E fehlt, D vereinzelt, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{166}	Wachstum der großen Oocyten beendet. F sehr zahlreich, junge Stadien von E sehr spärlich, D und C zahlreicher als E, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{167}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden Stadien von C; F, E und D fehlen, normale C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{168}	Abgelaichtes Ovar; Wachstum der großen Oocyten zum kleineren Teil beendet, mit zahlreichen leeren Follikeln und einzelnen degenerierenden ausgewachsenen Eizellen. F und E vereinzelt, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.

März 1929	P_{169}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden Stadien von C. F, E und D fehlen, normale C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{170}	Junges Ovar, in welchem F, E und D fehlen. C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{171}	Junges Ovar mit zahlreichen degenerierenden jüngeren Eizellen (Stadium E und C). F fehlt, E vereinzelt, D und C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{172}	Junges Ovar. F, E und D fehlen, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{173}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden jungen Eizellen (Stadium C). F, E und D fehlen, C vereinzelt, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{174}	Junges Ovar mit sehr wenigen jungen degenerierenden Oocyten (Stadium C). Wie P_{170}.
—	P_{175}	Junges Ovar, F, E und D und C fehlen, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{176}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden Oocyten (Stadium C). Wie P_{170}.
—	P_{177}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden Oocyten (Stadium C). Wie P_{170}.
—	P_{178}	Junges Ovar wie P_{170}.
—	P_{179}	Junges Ovar wie P_{170}.
—	P_{180}	Junges Ovar mit sehr wenigen degenerierenden Oocyten (Stadium C). Sonst wie P_{170}.
—	P_{181}	Junges Ovar wie P_{170}.
—	P_{182}	Junges Ovar wie P_{170}.
—	P_{183}	Junges Ovar wie P_{170}.
—	P_{184}	Junges Ovar mit einzelnen degenerierenden Eizellen (Stadium C). F und E fehlen, D vereinzelt, C zahlreich, B sehr zahlreich, A und O vorhanden.
—	P_{185}	Junges Ovar wie P_{184}.
—	P_{186}	Junges Ovar wie P_{170}.
—	P_{187}	Junges Ovar wie P_{170}.
—	P_{188}	Junges Ovar wie P_{170}.

Tabelle 3. Befunde am Hoden und an der Samenblase von *Periophthalmus chrysospilos*. Batavia.

Datum des Fanges	Nr.	Hoden	Interstitium	Samenblase
13. IX. 1926	P_6 ad.	Wenige Samenkanälchen mit lockeren Spermatozoen, welche ebenfalls den Samenleiter teilweise fullen. Die meisten Samenkanälchen sind mit Spermatogoniencysten ausgekleidet, wahrend die Mitte von Spermatocyten eingenommen wird; in sehr wenigen Samenkanalchen befinden sich Spermatiden. An den Wänden liegen in allen Kanälchen einzelne, in Ruhe befindliche Spermatogonien.	Mit einzelnen Zwischenzellen und wenigen Kapillaren zwischen den Bindegewebsspalten.	Mit Sekret gefüllt, welches in den distalen Kammern in Flocken aufgelöst ist. Die Basalkammern enthalten Spermatozoen.
—	P_7 ad.	Wenige Samenkanàlchen mit lockeren Spermatozoen, welche das Lumen des Samenleiters fast ganz ausfüllen. Die meisten Samenkanälchen sind mit Spermatocytencysten angefullt — mitunter auch mit Spermatiden — und enthalten nur wenige Oogoniencysten. An den Wänden zahlreiche, in Ruhe befindliche Spermatogonien.	Wie P_6.	Das Sekret füllt die Kammern fast vollständig aus; doch ist es in sämtlichen Kammern in Flocken aufgelöst. Basalkammern mit wenigen Spermatozoen.
—	P_8 ad.	Die meisten Samenkanälchen mit lockeren Spermatozoen gefüllt. Einzelne enthalten noch Spermatiden- oder Spermatogoniencysten. Im anderen Falle liegen an den Wänden Spermatogonien-, mitunter sogar wenige Spermatocytencysten und einzelne Spermatogonien. In dem zweiten Fall sind außerdem zahlreiche einzelne, in Ruhe befindliche Spermatogonien vorhanden. Samenleiter mit Spermatozoen gefüllt.	Wie P_6.	Das Sekret füllt die Kammern fast vollständig aus, doch ist es nicht so stark aufgelockert wie bei P_7.

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Datum des Fanges	Nr.	Hoden	Interstitium	Samenblase
13. IX. 1926	P_9 ad.	Nur wenige Samenkanälchen, deren Wandungen mit freien Spermatogonien oder einzelnen Spermatogoniencysten besetzt sind, enthalten freie Spermatozoen, welche auch im Samenleiter vorhanden sind. Die übrigen Samenkanälchen sind mit Spermatocytencysten gefüllt; ihre Wandungen werden jedoch von Spermatogoniencysten besetzt.	Wie P_6.	Mit wenig aufgelockertem Sekret fast ganz gefüllt. Spermatozoen fehlen in den Basalkammern.
—	P_{13} ad.	Alle Samenkanälchen mit mehr oder minder zahlreichen lockeren Spermatozoen, welche sich bereits größtenteils im Samenleiter befinden und denselben fast vollständig ausfüllen. An den Wanden der Samenkanälchen vereinzelte Spermatiden, einzelne Spermatocytencysten, zahlreiche Spermatogonien in Vermehrungsteilung und einzelne in Ruhe befindliche Spermatogonien.	Wie P_6.	Fast ganz mit wenig aufgelockertem Sekret gefüllt. In den basalen Kammern wenige Spermatozoen.
—	P_{14} ad.	Alle Samenkanälchen noch teilweise mit lockeren Spermatozoen gefüllt. Spermatidencysten sehr spärlich. An den Wänden der Samenkanälchen zahlreiche Spermatocyten- und Spermatogoniencysten; die letzteren hauptsächlich in Vermehrungsteilung begriffen. Zwischen den Cysten liegen einzelne Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret gefüllt. Die basalen Kammern ganz mit Spermatozoen gefüllt.
14. IX. 1926	P_{301} ad.	Alle Samenkanälchen mit lockeren Spermatozoen gefüllt, welche das Lumen des Samenleiters vollständig ausfüllen. An den Wänden vereinzelt Spermatidencysten, hauptsächlich aber Spermatocytencysten, zwischen welchen einzelne Spermatogoniencysten und Spermatogonien liegen.	Wie P_6.	Nur zum Teil mit stark flockigem Sekret gefüllt, in welchem einzelne Erythrocyten liegen. In den Basalkammern einzelne Spermatozoen.

14. IX. 1926	P_{302} ad.	Nur ein geringer Teil der Samenkanälchen enthält freie Spermatozoen. In den Wandungen dieser Samenkanälchen liegen einzelne Spermatiden- und Spermatocytencysten und einzelne Spermatogonien. Die anderen Kanälchen sind mit Spermatiden und Spermatocytencysten gefüllt, zwischen welchen sich einzelne Spermatogoniencysten und einzelne Spermatogonien befinden.	Wie P_6.	Mit stark aufgeflocktem Sekret gefüllt, welches noch in einzelnen Kammern eine homogene Masse bildet. In den Basalkammern sind Spermatozoen nicht nachweisbar. Dagegen befinden sich in ihnen zahlreiche Erythrocyten.
—	P_{303} ad.	Ein Teil der Samenkanalchen ist mehr oder minder mit freien Spermatozoen gefüllt, die teilweise bereits in den Samenleiter eingedrungen sind. An den Wänden dieser Kanälchen liegen Spermatiden und Spermatogoniencysten und einzelne Spermatogonien. In denjenigen Samenkanälchen, in welchen Spermatozoen noch nicht gebildet sind, befinden sich zahlreiche Spermatiden- und Spermatocytencysten, zwischen welchen einzelne Spermatogoniencysten und freie Spermatogonien liegen.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem, zuweilen noch mit zahlreichen kleinen Sekretkugeln teilweise gefüllt, da die Sekretbildung erst im Gange ist. In den Basalkammern keine Spermatozoen.
—	P_{304} ad.	Zahlreiche Samenkanalchen prall mit Spermatozoen gefullt, während andere nur wenige enthalten, da sie bereits in den Samenleiter entleert sind. Spermatidencysten nur in sehr wenigen Kanalchen vorhanden. Sonst liegen an den Wänden zahlreiche Spermatocyten- und vereinzelte Spermatogoniencysten, welche auch fehlen konnen, und zahlreiche einzelne Spermatogonien.	Mit einzelnen Zwischenzellen und etwas stärkerer Durchblutung als bei P_{303}.	Prall mit Sekret gefüllt, das sehr wenig aufgelockert ist und in welchem in den Basalkammern wenige Spermatozoen eingelagert sind. Der unpaare Samenleiterabschnitt ebenfalls vollständig mit Sekret gefüllt.
15. IX. 1926	P_{305} ad.	Der größte Teil der Samenkanälchen mit lockeren Spermatozoen gefüllt, welche auch das Lumen des Samenleiters vollständig füllen. Nur in wenigen Kanälchen liegen Spermatidencysten. An den Wänden zahlreiche Spermatocyten- und einzelne Spermatogoniencysten und einzelne Spermatogonien.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit stark aufgelockertem Sekret gefüllt. In den Basalkammern wenige Spermatozoen.

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Datum des Fanges	Nr.	Hoden	Interstitium	Samenblase
15. IX. 1926	P_{306} ad.	Nur wenige Kanälchen mit lockeren Spermatozoen. An den Wänden dieser Kanalchen vereinzelt Spermatiden- und zahlreiche Spermatocytencysten, mit einzelnen Spermatogonien. Die übrigen Kanalchen mit Spermatiden- und Spermatogoniencysten, zwischen welchen wenige Spermatogoniencysten und einzelne Spermatogonien liegen.	Wie P_6.	Vollständig mit aufgelockertem Sekret gefullt. In den Basalkammern keine Spermatozoen vorhanden.
—	P_{307} ad.	Fast alle Samenkanälchen mit lockeren Spermatozoen gefüllt, welche das Lumen des Samenleiters ebenfalls vollstandig fullen. In wenigen Samenkanälchen noch vereinzelt Spermatidencysten. Die Wande der meisten Samenkanälchen sind mit Spermatocytencysten besetzt. zwischen welchen einzelne Spermatogoniencysten und freie Spermatogonien liegen.	Wie P_6.	Vollständig mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt. In den Basalkammern wenige Spermatogonien, während in den mittleren und Endkammern zahlreiche Ballen freier Spermatozoen liegen.
16. IX. 1926	P_{308} ad.	Samenkanalchen und Samenleiter größtenteils mit lockeren Spermatozoen gefüllt. In einzelnen Kanalchen befinden sich noch Spermatidencysten. Die Wandungen sind von Spermatocyten- und Spermatogoniencysten besetzt, zwischen welchen zahlreiche freie Spermatogonien liegen.	Wie P_6.	Mit homogenem Sekret gefüllt, welches nur in einigen basalen Kammern etwas aufgelockert ist. In letzteren sind auch einige Spermatozoen vorhanden.
—	P_{309} ad.	Ein großer Teil der Samenkanälchen mit Spermatozoen gefüllt, welche bereits zum größten Teil das Lumen des Samenleiters ausfüllen. In derartigen Samenkanälchen	Wie P_6.	Nur teilweise mit aufgelockertem Sekret gefüllt. Die Basalkammern ent-

		liegen an den Wänden Spermatocytencysten und einzelne Spermatogonien. Der andere Teil der Samenkanälchen enthält noch Spermatidencysten neben Spermatocytencysten, vereinzelten Spermatogoniencysten und freien Spermatogonien.		halten keine Spermatozoen.
—	P_{310} ad.	Nur wenige Samenkanälchen mit freien Spermatogonien. An den Wänden zahlreiche Spermatiden- und Spermatocytencysten, zwischen welchen Spermatogoniencysten liegen, besonders in den Samenkanälchen, welche erst Spermatidencysten aufweisen. Freie Spermatogonien in allen Kanälchen zwischen den Cysten vorhanden.	Wie P_6.	Die basalen Kammern mit kleinen, zentral gelegenen, stark aufgelockerten Sekrethaufen, in welchen keine Spermatozoen liegen. Die distalen Kammern vollständig mit lockeren Sekretmassen gefüllt.
—	P_{311} ad.	Nur sehr wenige Kanalchen mit freien Spermatozoen; an ihren Wanden liegen vereinzelte Spermatiden- und Spermatocytencysten. Die ubrigen Kanälchen mit zahlreichen Spermatiden- und Spermatocytencysten, zwischen welchen sich vereinzelt Spermatogoniencysten befinden. Freie Spermatogonien in allen Kanalchen zwischen den Cysten vorhanden.	Wie P_6.	Mit kleinen, zentral gelegenen leicht aufgelockerten Sekrethaufen, ohne Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{312} ad.	Der größte Teil der Samenkanälchen enthält freie Spermatozoen, welche auch den Samenleiter vollständig ausfullen. An den Wänden dieser Samenkanälchen liegen einzelne Spermatocyten- und zahlreiche Spermatogoniencysten, zwischen welchen einzelne Spermatogonien sich befinden. Nur sehr wenige Samenkanälchen besitzen nur Spermatiden- und zahlreiche Spermatocytennester und einzelne freie Spermatogonien.	Wie P_6.	

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Datum des Fanges	Nr.	Hoden	Interstitium	Samenblase
16. IX. 1926	P_{313} ad.	Wie P_{312}; nur ist die Füllung der cranial gelegenen Samenkanälchen mit lockeren Spermatozoen etwas stärker, und die caudal gelegenen Samenkanälchen sind bereits bis auf geringe Reste entleert.	Wie P_6.	Fast ganz mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt.
—	P_{314} ad.	Der größte Teil der Samenkanälchen hat die Spermatozoen entleert, welche das Lumen des Samenleiters vollständig ausfüllen. Diese Kanälchen enthalten außer wenigen freien Spermatozoen zahlreiche Spermatocyten- und sehr wenige Spermatogoniencysten, zwischen welchen freie Spermatogonien liegen. Einzelne Samenkanalchen jedoch noch mit zahlreichen freien Spermatogonien, Spermatiden- und Spermatocytencysten und ebenfalls freien Spermatogonien.	Wie P_6.	Nur teilweise mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt. In den Basalkammern einzelne Spermatozoen.
—	P_{315} ad.	Die meisten Samenkanalchen mit freien Spermatozoen, Spermatiden- und Spermatocytencysten. Nur wenige besitzen zahlreiche Spermatiden- und Spermatocytencysten, zwischen welchen einzelne Spermatogoniencysten liegen. Einzelne Spermatogonien in allen Samenkanalchen vorhanden.	Wie P_6.	Der größte Teil der Kammern besitzt stark aufgelockertes Sekret. Nur wenige mit homogenen Sekretmassen vollständig gefüllt. In den Basalkammern keine Spermatogonien.
—	P_{316} ad.	Die caudal gelegenen Samenkanälchen haben zum größten Teil die Spermatozoen in den Samenleiter entleert. Sie enthalten neben wenigen freien Spermatozoen Spermatocyten- und Spermatogoniencysten. Die noch mit Spermatozoen gefüllten Kanälchen besitzen neben weni-	Wie P_6.	Mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt. In den Basalkammern keine Spermatozoen.

		gen Spermatidencysten wenige Spermatocyten- und mitunter sogar einzelne Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien in allen Samenkanalchen vorhanden.		
—	P_{317} ad.	Alle Samenkanälchen mit freien Spermatozoen gefüllt. An ihren Wänden liegen vereinzelt Spermatiden-, hauptsächlich Spermatocytencysten. Mitunter sind auch Spermatogoniencysten vorhanden. Freie Spermatogonien in allen Samenkanälchen.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret vollkommen gefüllt, mit wenigen Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{318} ad.	Die Samenkanalchen haben den größten Teil der Spermatozoen in den Samenleiter entleert, so daß nur wenige freie Spermatozoen in ihnen vorhanden sind. Die Wände sind mit Spermatiden- und Spermatocytencysten besetzt, zwischen welchen einzelne Spermatogoniencysten liegen. Freie Spermatogonien in allen Samenkanalchen nachweisbar.	Wie P_6.	Nur ein Teil der Kammern mit stark aufgelockertem Sekret gefüllt. Die anderen enthalten in der Mitte nur spärliche Sekretreste. In den einzelnen Basalkammern zahlreiche Spermatozoen.
17. IX. 1926	Ba_{15} ad.	Der größte Teil der Samenkanälchen mit freien Spermatozoen gefüllt. Nur einige, besonders die cranial gelegenen, haben bereits einen Teil der Spermatozoen in den Samenleiter entleert. An den Wänden noch einzelne Spermatiden-, mehrere Spermatocyten und wenige Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien in allen Samenkanälchen.	Wie P_6.	Kammern mit wenig aufgelockertem Sekret gefüllt. Nur in den Endkammern ist das Sekret stark aufgelockert. In einigen Basalkammern liegen einzelne Spermatozoen.
16. IX. 1926	Ba_{16} ad.	Nur ein Teil der Samenkanälchen enthält freie Spermatozoen; an den Wanden noch einzelne Spermatiden-, mehrere Spermatocyten- und wenige Spermatogoniencysten. Der größere Teil der Samenkanälchen mit zahlreichen Spermatiden-, wenigen Spermatocyten- und Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien in allen Samenkanälchen.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit homogenem Sekrct gefüllt. Nur in einigen Endkammern ist das Sekret stark aufgelockert. Wenige Spermatozoen in den Basalkammern.

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Datum des Fanges	Nr.	Hoden	Interstitium	Samenblase
16. IX. 1926	Ba_{17} ad.	Wie Ba_{15}.	Wie P_6.	Wie Ba_{15}.
—	Ba_{14} ad.	Wie Ba_{15}.	Wie P_6.	Basalkammern mit stark aufgelockertem Sekret teilweise gefüllt, mit zahlreichen Spermatozoen. Die mittleren und Endkammern sind ganz mit einem wenig aufgelockerten Sekret gefüllt.
—	Ba_{18} ad.	Der großte Teil der Spermatozoen entleert; nur einzelne lockere vorhanden, welche sich in Degeneration befinden. Die Wände der Samenkanalchen, deren Lumina nicht ausgefullt sind, sind mit Spermatiden-, Spermatocyten- und Spermatogoniennestern besetzt. Freie Spermatogonien in allen Samenkanalchen vorhanden.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit Sekret gefüllt, welches in den basalen Kammern stärker aufgelockert ist als in den distalen. Spermatozoen in den Basalkammern nicht vorhanden.
—	Ba_{19} ad.	Der größte Teil der Samenkanalchen mit freien Spermatogonien gefullt. In diesen Kanälchen fehlen Spermatidencysten; nur zahlreiche Spermatocyten-, wenige Spermatogoniencysten und einzelne Spermatogonien vorhanden. Einige Samenkanalchen enthalten nur sehr wenige freie Spermatogonien, in ihnen sind noch mehrere Spermatidencysten vorhanden. Lumen des Samenleiters mit Spermatozoen gefüllt.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit stark aufgelockertem Sekret gefüllt, mit wenigen Spermatozoen in den Basalkammern. Einzelne Kammern mit homogener Sekretmasse.
	Ba_{20} ad.	Samenkanälchen mit freien Spermatogonien gefüllt, welche auch das Lumen des Samenleiters ausfüllen. An	Wie P_6.	Fast ganz mit wenig aufgelockertem Sekret gefüllt.

		den Wänden der Samenkanalchen hauptsächlich Spermatocyten- und Spermatogoniencysten. Spermatidencysten vereinzelt; nur in wenigen Samenkanälchen. Freie Spermatogonien in sämtlichen Samenkanalchen vorhanden.		In den Basalkammern keine Spermatozoen.
18. IX. 1926	P_{334} ad.	Die Samenkanälchen haben zum größten Teil die Spermatozoen in den Samenleiter entleert und enthalten von ihnen nur noch wenige in dem großen Lumen. An ihren Wänden hauptsachlich Spermatocyten- und Spermatogoniencysten. Vereinzelt bereits Spermatidencysten. Freie Spermatogonien vorhanden.	Wie P_6.	Teilweise mit stark aufgelockertem Sekret gefüllt; mit Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{335} ad.	Samenkanalchen mit Spermatozoen vollständig gefüllt, welche auch das Lumen des Samenleiters ausfüllen. An ihren Wänden vereinzelt Spermatidencysten; hauptsächlich Spermatocyten- und Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien vorhanden.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit wenig aufgelockertem Sekret gefullt. In den Basalkammern zahlreiche Spermatozoen.
—	P_{336} ad.	In den Samenkanalchen nur noch wenige freie Spermatozoen: Samenleiter nur teilweise mit ihnen gefullt. An den Wanden zahlreiche Spermatiden- und Spermatocytencysten; Spermatogoniencysten etwas weniger als letztere. Freie Spermatogonien vorhanden.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret gefullt. Zahlreiche Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{337} ad.	Lumen der Samenkanälchen und des Samenleiters mit Spermatozoen gefullt. An den Wanden neben wenigen Spermatiden- und etwas zahlreicheren Spermatocytencysten zahlreiche Spermatogoniencysten und freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit aufgelockertem Sekret fast ganz gefüllt. In den Basalkammern zahlreiche Spermatozoen.
—	P_{338} ad.	Wie P_{337}.	Wie P_6.	Mit etwas stärker aufgelockertem Sekret als bei P_{337} fast ganz gefüllt. Sonst wie P_{337}.

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Datum des Fanges	Nr.	Hoden	Interstitium	Samenblase
—	P_{339} ad.	Nur ein Teil der Samenkanalchen und das Lumen des Samenleiters mit freien Spermatozoen. An den Wänden vereinzelte Spermatiden- und zahlreiche Spermatocytencysten. Beim Fehlen der Spermatozoen sind zahlreiche Spermatiden und Spermatocytencysten und wenig Spermatogoniencysten vorhanden. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit aufgelockertem Sekret vollständig gefüllt. In den Basalkammern nur wenige Spermatozoen vorhanden.
—	P_{340} ad.	Wie P_{339}.	Wie P_6.	Wie P_{339}; nur ohne Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{341} ad.	Spermatozoen bis auf wenige in die Samenkanälchen entleert. Samenkanalchen mit großen Lumina, um welche einzelne Spermatiden- und Spermatocytencysten und etwas zahlreichere Spermatogoniencysten liegen. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit spärlichen Resten stark aufgelockerten Sekretes.
—	P_{342} ad.	Wie P_{337}.	Wie P_6.	Wie P_{337}.
21. IX. 1926	Ba_{21} ad.	Spermatozoen bis auf wenige in die Samenkanälchen entleert. Samenkanälchen mit großen Lumina, um welche zahlreiche Spermatiden- und Spermatocytencysten und wenige Spermatogoniencysten liegen. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret gefüllt; ohne Spermatozoen in den Basalkammern.
—	Ba_{22} ad.	Nur wenige Samenkanälchen mit einzelnen freien Spermatozoen. Die meisten sind mit Spermatiden- und Spermatocytencysten gefüllt, zwischen welchen vereinzelte Spermatogoniennester und freie Spermatozoen liegen.	Wie P_6.	Teilweise mit nur wenig aufgelockertem Sekret gefüllt; mit Spermatozoen in den Basalkammern.

—	Ba_{23} ad.	Samenkanalchen größtenteils mit Spermatozoen. welche auch das Lumen des Samenleiters vollständig fullen. Vereinzelte Spermatidencysten und zahlreiche Spermatocytencysten. Spermatogoniencysten spärlich. Freie Spermatozoen.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit schwach aufgelockertem Sekret gefüllt; mit wenigen Spermatozoen in den Basalkammern.
21. IX. 1926	Ba_{24} ad.	Wie Ba_{23}.	Wie P_6.	Teilweise mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt. Basalkammern ohne Spermatozoen.
—	Ba_{25} ad.	Nur wenige Samenkanälchen vollständig mit freien Spermatozoen gefüllt. Der größte Teil der Samenkanalchen hat die Spermatozoen bereits ausgestoßen. Ihre Wandungen sind mit einzelnen Spermatiden-. zahlreichen Spermatocyten und wenigen Spermatogoniencysten besetzt. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt.
—	P_{319} ad.	Hodenkanälchen den größten Teil der Spermatozoen entleert. mit wenigen freien Spermatozoen in einem großen Lumen. An den Wänden mehr oder minder zahlreich Spermatiden- und Spermatocytencysten und wenige Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret und wenigen Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{320} ad.	Hodenkanälchen erst zum Teil die Spermatozoen entleert. An den Wänden Spermatiden- und Spermatocytencysten, welche mitunter sehr gering an Zahl sein können und durch größere Komplexe freier Spermatogonien ersetzt sind. Spermatogoniencysten vereinzelt. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret gefullt; mit wenigen Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{321} ad.	Wie P_{320}.	Wie P_6.	Wie P_{320}.
—	P_{322} ad.	Hodenkanälchen zum größten Teil die Spermatozoen entleert. An den Wänden einzelne Spermatiden-, zahlreiche Spermatocyten- und wenige Spermatogoniencysten. Frei Spermatogonien.	Wie P_6.	

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Datum des Fanges	Nr.	Hoden	Interstitium	Samenblase
21. IX. 1926	P_{323} ad.	Samenkanälchen nur einen Teil der freien Spermatozoen entleert. Einzelne Spermatiden- und Spermatocytencysten, zwischen welchen zahlreiche Spermatogonien, entweder in Nestern oder isoliert liegen.	Wie P_6.	Mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt; mit zahlreichen Spermatozoen in einzelnen Basalkammern.
—	P_{324} ad.	Samenkanälchen erst den größeren Teil der Spermatozoen entleert. Einzelne Spermatiden- und zahlreiche Spermatocytennester, zwischen welche einzelne Spermatogoniencysten und freie Spermatogonien liegen.	Wie P_6.	Mit besonders in den Endkammern stark aufgelokkertem Sekret gefüllt, ohne Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{325} ad.	Freie Spermatozoen immer in dem größten Teil der Samenkanalchen vorhanden. Einzelnen fehlen dieselben; diese besitzen dann zahlreiche Spermatidencysten neben wenigen Spermatocyten und sehr wenigen Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret fast ganz gefüllt. Zahlreiche Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{326} ad.	Wie P_{325}.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt. Ohne Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{327} ad.	Spermatozoen zum größten Teil entleert; nur einzelne Kanälchen noch vollständig gefullt. In den Kanalchen mit wenigen, zuruckgebliebenen Spermatozoen sind zahlreiche Spermatiden-, wenige Spermatocyten- und spärlich Spermatogoniencysten vorhanden. In den anderen Kanalchen sind nur vereinzelte Spermatiden-, aber etwas zahlreicher Spermatocyten- und Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Samenblasen enthalten stark aufgelockertes Sekret. Keine Spermatozoen in den Basalkammern.

21. IX. 1926	P_{328} ad.	Der größte Teil der Samenkanälchen mit freien Spermatozoen gefüllt. Nur in wenigen sind noch zahlreiche Spermatidennester vorhanden, neben einzelnen Spermatocyten- und Spermatogoniennestern. Freie Spermatogonien. Zahlreiche Spermatidencysten befinden sich auch noch in den Kanälchen mit freien Spermatozoen.	Wie P_6.	Teilweise mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt. Keine Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{329} ad.	Alle Samenkanälchen mit freien Spermatozoen, welche teilweise in den Samenleiter entleert sind. An den Wänden der Kanälchen vereinzelte Spermatiden-, zahlreiche Spermatocyten- und wenige Spermatogoniencysten. Freie Spermatozoen.	Wie P_6.	Mit spärlichem, aufgelockertem Sekret; zahlreiche Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{330} ad.	Ein Teil der Samenkanälchen mit freien Spermatozoen, welche teilweise in den Samenleiter entleert sind. Mit wenigen Spermatiden-, etwas zahlreicheren Spermatocytencysten und vereinzelten Spermatogoniencysten. Die anderen Samenkanälchen mit zahlreichen Spermatiden- und etwas weniger zahlreichen Spermatocyten- und einigen Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit sehr wenig aufgelockertem Sekret gefüllt. Keine Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{331} ad.	Größter Teil der Spermatozoen entleert. In den Kanälchen wenige Spermatiden-, zahlreiche Spermatocyten- und etwas weniger Spermatogoniencysten. Freie Spermatozoen.	Wie P_6.	Endkammern mit fast homogenem, die mittleren und basalen Kammern mit starker aufgelockertem Sekret gefüllt. Ohne Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{332} ad.	Spermatozoen großtenteils entleert. An der Wand der Kanälchen mehr oder minder zahlreiche Spermatiden-, Spermatocyten- und einzelne Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret fast ganz gefüllt. Zahlreiche Spermatozoen in den Basalkammern.

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Datum des Fangas	Nr.	Hoden	Interstitium	Samenblase
21. IX. 1926	P_{333} ad.	Spermatozoen zum größten Teil entleert. Wie P_{332}.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret teilweise gefüllt. Zahlreiche Spermatozoen in den Basalkammern.
22. IX. 1926	B_{10} ad.	Größter Teil der Spermatozoen entleert. An den Wänden einzelne Spermatiden-, zahlreiche Spermatocyten- und wenige Spermatogoniencysten. In einzelnen Kanalchen sind sogar nur einzelne Spermatogonien und wenige Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret. Vereinzelte Spermatozoen in den Basalkammern.
—	B_{11} ad.	Samenkanälchen mit freien Spermatozoen gefüllt, welche nur zum Teil entleert sind. An den Wänden wenige Spermatiden-, zahlreiche Spermatocyten- und wenige Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Wie B_{10}.
—	B_{12} ad.	Freie Spermatozoen nur in wenigen Samenkanalchen. Die meisten Samenkanalchen enthalten zahlreiche Spermatiden- und Spermatocytencysten und einzelne Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit nur teilweise stärker aufgelockertem Sekret gefüllt. Vereinzelte Spermatozoen in den Basalkammern.
1. X. 1926	B_2 ad.	Samenkanälchen mit freien Spermatozoen gefullt. An den Wänden vereinzelte Spermatiden-, zahlreiche Spermatocyten- und wenige Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit fast homogenem Sekret gefüllt. In den Basalkammern einzelne Spermatozoen.
—	B_3 ad.	Ein großer Teil der Spermatozoen entleert. An den Wänden zahlreiche Spermatiden-, wenige Spermatocyten- und etwas zahlreicher Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt. Spermatozoen in den Basalkammern.

6. XI. 1926	Ba_8 ad.	Spermatozoen erst teilweise entleert. Ein großer Teil der Samenkanälchen vollstandig mit freien Spermatozoen gefüllt. An den Wanden vereinzelte Spermatiden-, zahlreiche Spermatocyten- und Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret teilweise gefüllt. Spermatozoen in den Basalkammern.
—	Ba_9 ad.	Wie Ba_8.	Wie P_6.	Wie Ba_8.
—	Ba_{10} ad.	Samenkanalchen vollkommen mit freien Spermatozoen gefullt. An den Wänden einzelne Spermatidencysten, zahlreiche Spermatocyten- und einzelne Spermatogoniencysten.	Wie P_6.	Vollkommen mit schwach aufgelockertem Sekret gefullt. Keine Spermatozoen in den Basalkammern.
—	Ba_{11} ad.	Wie Ba_{10}.	Wie P_6.	Wie Ba_{10}.
—	Ba_{12} ad.	Wie Ba_{10}. Nur ist der Samenleiter vollstandig mit Spermatozoen gefüllt, so daß dieselben in den Samenkanalchen teilweise etwas lockerer liegen.	Wie P_6.	Mit schwach aufgelockertem Sekret gefüllt; zahlreiche Spermatozoen in den basalen und mittleren Kammern.
18. XI. 1926	Ba_{13} ad.	Die Samenkanälchen haben den größten Teil der Spermatozoen entleert, welche das Lumen des Samenleiters vollständig fullen. An den Wänden zahlreiche Spermatiden- und Spermatocytencysten, zwischen welchen freie Spermatogonien und Spermatogoniencysten liegen.	Wie P_6.	
13. I. 1927	B_4 ad.	Größter Teil der Spermatozoen entleert, so daß nur einzelne von ihnen in dem großen Lumen der Samenkanalchen liegen. An der Wandung zahlreiche Spermatidencysten. Spermatocytencysten nicht so zahlreich wie erstere. Spermatogoniencysten vereinzelt. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Fast ganz mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt; mit wenigen Spermatozoen in den Basalkammern.

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Datum des Fanges	Nr.	Hoden	Interstitium	Samenblase
13. I. 1927	Ba_1 ad.	Freie Spermatozoen nicht sehr zahlreich. An den Wanden zahlreiche Spermatiden-, Spermatocytencysten und vereinzelte Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Wie B_4.
—	Ba_2 ad.	Samenkanalchen noch zum größten Teil mit freien Spermatozoen gefullt. welche aus einzelnen Kanalchen fast ganz in den Samenleiter entleert sind. An den Wandungen vereinzelt Spermatiden-, zahlreiche Spermatocyten- und einzelne Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	
—	Ba_3 ad.	Ein Teil der Samenkanalchen noch ganz mit freien Spermatozoen gefullt. Der andere Teil hat dieselben fast vollständig entleert. An den Wandungen vereinzelte Spermatiden-, zahlreiche Spermatocyten- und einzelne Spermatogoniencysten. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit wenigem. stark aufgelockertem Sekret und vereinzelten Spermatozoen in den Basalkammern.
—	Ba_4 ad.	Samenleiter vollstandig mit freien Spermatozoen gefullt. An den Wandungen vereinzelt Spermatiden-, zahlreiche Spermatocyten-, vereinzelte Spermatogoniencysten und freie Spermatogonien.	Wie P_6.	
—	Ba_5 ad.	Wie Ba_2.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit stark aufgelockertem Sekret gefüllt; mit zahlreichen Spermatozoen in den Basalkammern und in den mittleren Kammern.

—	Ba_6 ad.	Größter Teil der Spermatozoen entleert. Nur einzelne Samenkanälchen und der Samenleiter sind noch ganz gefüllt. An den Wänden zahlreiche Spermatiden- und Spermatocytencysten. Spermatogoniencysten nicht so zahlreich. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit stark aufgelockertem Sekret gefüllt; mit zahlreichen, teilweise vereinzelt liegenden Spermatozoen in den Basal- und mittleren Kammern.
—	Ba_7 ad.	Größter Teil der Spermatozoen entleert. Nur wenige liegen in dem großen Lumen der Samenkanalchen. An den Wanden zahlreiche Spermatiden- und Spermatocytencysten. Spermatogoniencysten sparlich. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Mit spärlichen, stark aufgelockerten Sekretmassen. In den Basalkammern Spermatozoen. Einige Kanalchen, besonders im cranialen Teil, noch fast vollständig mit freien Spermatozoen gefullt.
—	P_{343} ad.	Nur noch einige Kanalchen vollstandig mit Spermatozoen gefullt. Der großte Teil der Kanalchen enthalt nur einzelne freie Spermatozoen in einem großen Lumen. An den Wanden zahlreiche Spermatiden- und Spermatocytencysten. Spermatogoniencysten vereinzelt. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit stark aufgelockertem Sekret gefullt. Sehr wenige Spermatozoen in den Basalkammern.
13. I. 1927	P_{344} ad.	Nur die caudal gelegenen Kanälchen haben fast vollständig die freien Spermatozoen entleert. Die mittleren und cranialen sind noch vollkommen mit freien Spermatozoen gefullt. Sonst wie Ba_2.	Wie P_6.	Mit stark aufgelockertem Sekret gefüllt. In den Basalkammern zahlreiche Spermatozoen.

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Datum des Fanges	Nr.	Hoden	Interstitium	Samenblase
13. I. 1927	P_{345} ad.	Der größte Teil der Spermatozoen entleert. Nur einzelne freie Spermatozoen in den großen Lumina der Samenkanälchen. An den Wanden zahlreiche Spermatiden und Spermatocytencysten. Spermatogoniencysten vereinzelt. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Teilweise mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt. Mit Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{346} ad.	Wie P_{345}.	Wie P_6.	Fast ganz mit sehr wenig aufgelockertem, teilweise noch homogenem Sekret gefüllt. Zahlreiche Spermatozoen in den Basalkammern.
—	P_{347} ad.	Wie P_{345}.	Wie P_6.	Teilweise mit leicht aufgelockertem Sekret gefüllt. Mit großen Spermatozoenhaufen in den basalen und mittleren Kammern.
Ende Febr. 1927	B_1 ad.	Mit zahlreichen freien Spermatozoen, von welchen bereits ein Teil in den prall gefullten Samenleiter entleert ist. Vereinzelte Spermatiden- und zahlreiche Spermatocytencysten. Spermatogoniencysten sparlich. Freie Spermatogonien.	Wie P_6.	Zum größten Teil mit schwach aufgelockertem Sekret gefüllt. Mit wenigen Spermatozoen in den Basalkammern.

Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von Drosophila melanogaster (Meigen).

Heinrich Hertweck.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Frankfurt a. M.)

Mit 43 Abbildungen im Text und Tafel 4.

Inhaltsverzeichnis.

Vorwort.

Es ist eine merkwürdige Tatsache, daß trotz der umfangreichen Literatur über die Genetik von *Drosophila* dennoch die innere Anatomie dieses berühmt gewordenen Insektes fast unbekannt geblieben ist. Die wenigen vorhandenen Angaben finden sich bei STURTEVANT (1912), JOHANNSEN (1924), KRAFKA (1924), DOBZHANDSKY (1924), MORGAN-BRIDGES-STURTEVANT (1925), RICHARDS-FURROW (1925) und CHEN (1929). Und doch könnte ein gründliches und umfassendes Studium der inneren Anatomie der Taufliege von größtem Nutzen für ihre Genetik sein. Dies zeigen vor allem die Arbeiten von CUÉNOT und MERCIER (1923) über die Variabilität der Flugmuskulatur und von DOBZHANDSKY (1924) über die Variabilität der Geschlechtsorgane. Auf das bestehende Mißverhältnis zwischen unserer Kenntnis der *Drosophila*-Genetik einerseits und ihrer inneren Anatomie andererseits ist mehrfach hingewiesen worden. Es geschah vor allem durch ALPATOV (1928), der auch damit

begann, die Variabilität der Larve von *Drosophila* nach neuen Gesichtspunkten zu untersuchen.

Im Frankfurter Zoologischen Institut wurde schon vor einigen Jahren eine Reihe von Arbeiten über die innere Anatomie der Taufliege und deren Variabilität in Angriff genommen. Um ein etwaiges Sonderverhalten einzelner Rassen festzustellen, wurden neben der wilden Form (*normal*) die Mutanten *white* und *black* und außerdem der Stamm *quintuble* (5ple) mit den Genen für *vestigial*, *black*, *purple*, *speck* und *arc* untersucht. Infolge des Todes unseres Kommilitonen R. Wieschke, der das erste der Themata — über den Geschlechtsapparat — übernommen hatte, ist bis heute noch keine dieser Arbeiten zur Veröffentlichung gelangt.

Wir wissen aus der Anatomie und Pathologie des Menschen und der Tiere, daß innere Organe einer beträchtlichen Variabilität fähig sind. Ob aber die auftretenden Veränderungen erbliche Mutationen oder nichterbliche Modifikationen sind, ist in den meisten Fällen unbekannt. Nicht zuletzt gründet Plate (1926) auf diesen Mangel eine scharfe Kritik der modernen Genetik. Er stellt die Hypothese auf, daß die mendelnden Gene lediglich für äußere Einzelheiten verantwortlich seien, während ein »Erbstock« für die »lebenswichtigen«, d. h. für die wesentlichen und für den Bau des Geschöpfes charakteristischen Teile bestände. Zur Begründung dieser Hypothese wird angeführt, daß es bei *Drosophila* außer bei *apterous* keine Mutante gäbe, bei der ganze Organe oder wichtige Teile derselben, etwa »ein Beinpaar oder ein Hauptstück (Femur oder Tibia) der Beine oder ein Chitinring des Körpers oder die beiden Augen oder die beiden Fühler fehlen, obwohl solche Tiere in den Zuchtgläsern lebensfähig sein müßten«. Nachtsheim (1926) und Federley (1929) haben bereits das bis heute bekannte Material zur Widerlegung der Erbstockhypothese zusammengetragen, wobei auch die an *Drosophila* bekannten Fälle einer Mutation »lebenswichtiger« Merkmale als Beweis herangezogen wurden. Es sind dies einerseits die vielen als »Letalfaktoren« bekannten Gene, deren spezifische Wirkung noch nicht erforscht ist, ferner eine Reihe »physiologischer Mutationen« (Federley), deren Gene die Fertilität und Lebensdauer beeinflussen, und schließlich die »Verlustmutationen« *apterous* und *eyeless*. Letztere ist an dieser Stelle besonders zu nennen, da sie nicht nur den völligen Ausfall eines hochkomplizierten und wichtigen äußeren Organes (des Auges), sondern auch eine damit zusammenhängende Veränderung eines inneren Organes (Ausfall des äußeren Augenganglions) zeigt.

Es ist übrigens recht wahrscheinlich, daß außer diesen relativ wenigen bekannten Verlustmutationen noch andere bestehen, die, weil die

dabei auftretenden Schädigungen auf irgendeiner Entwicklungsstufe den Tod des Individuums herbeiführen, weniger leicht zu erkennen sind. Jeder, der mit *Drosophila* gearbeitet hat, weiß, wieviele Larven nicht aus dem Ei und wieviele Imagines nicht aus der Puppenhülle schlüpfen. Sollten unter diesen Tieren nicht auch solche sein, die infolge des Fehlens der Extremitäten oder anderer wichtiger Organe (etwa des Frontalsackes) die Hülle nicht sprengen oder verlassen können? An Säugern, bei denen solche hemmenden Außenbedingungen nicht in Frage kommen, sind Ausfälle dieser Art bekannt. Wir kennen den erblichen Ausfall ganzer Extremitäten bei Rindern und das Fehlen von Händen und Füßen bei Menschen (FEDERLEY 1929). In beiden Fällen handelt es sich um wirkliche Verlustmutationen; ihre Merkmale hängen nachweislich von mendelnden Genen ab.

So drängt denn die Lage dazu, die innere Anatomie der Larve und Imago von *Drosophila* gründlich zu erforschen, als Grundlage und Ausgangspunkt zur Entscheidung der Frage, in welchem Umfange hier »lebenswichtige« Organe Abänderungen erfahren und inwieweit solche Änderungen Modifikationen oder Mutationen sind. Die Untersuchungen von DOBZHANDSKY, RICHARDS-FURROW und CHEN (1929) lassen einen Erfolg als gewiß erscheinen. *Drosophila*, das Paradetier der Genetiker, erweist sich auch auf diesem Gebiet als sehr geeignetes Objekt. Insonderheit ist die Larve wegen ihrer außerordentlichen Durchsichtigkeit, die durch besondere Zucht- und Ernährungsbedingungen künstlich gesteigert werden kann, günstig für die Genetik innerer Organe.

Meine eigene Arbeit behandelt das Nervensystem und die Sinnesorgane der Larve und Imago von *Drosophila melanogaster* (MEIG.) *ampelophila* (LOEW).

Material und Technik.

Das zu unseren Untersuchungen verwendete Material stammt aus den Kulturen des Kaiser-Wilhelm-Institutes für Biologie in Berlin-Dahlem. Herrn Dr. C. STERN sei an dieser Stelle fur die freundliche Überlassung der ersten Zuchttiere bestens gedankt.

Die Kulturen wurden je nach dem Zweck in Pulverflaschen von 30—100 ccm angesetzt. Als Nährböden wurden verwendet:

1. Bananen mit Hefe nach folgendem Rezept: Die Bananen werden in kleine Scheiben zerschnitten oder zu Brei verrührt und mit einer geringen Menge Hefe vermischt. Nach der Garung wird die Masse in die Zuchtgläser gefüllt.

2. Grieß-Agar-Hefefutter nach der Vorschrift von Dr. C. STERN: Etwa 20 g Grieß oder Maismehl, 1 g Agar und etwa 2—3 Teeloffel Sirup oder Zucker werden zu einem Pudding gekocht. Nach dem Erkalten werden wenige Tropfen Hefelösung untergerührt.

Zur Gärung brachte ich in beiden Fällen die Futtermasse in ein gutverschließbares Einmachglas (mit Gummiring und Federverschluß), aus dem ich je nach Bedarf kleine Mengen (3—5 Teelöffel) in die Zuchtgläser abfüllte. Zum Umsetzen der Populationen sowie zum Isolieren einzelner Imagines erwies sich ein aus einem Glastrichter und Glashahn (weite Durchbohrung!) bestehendes Fanggerät als vorteilhaft. Es ermöglicht, durch entsprechende Stellung des Hahnes einzelne Tiere aus einer großen Population ohne Anwendung einer Narkose zu isolieren.

Fixierung und Färbung.

Als Fixierungsmittel wurden mit Erfolg die Gemische nach PETRUNKEWITSCH und CARNOY angewendet. Auch BOUIN erwies sich besonders zur Fixierung der Ganglien vorteilhaft, jedoch nur dann, wenn die Tiere vorher aufpräpariert wurden. Zum Anfärben frischer Objekte während der Präparation wurden Safranin und Methylenblau verwendet. Versuche einer Electivfärbung mit Toluidinblau nach BETHE und mit dem GOLGI-Verfahren schlugen leider fehl. Lebendfärbung mit Methylenblau waren wegen der Schwierigkeit einer Injektion nicht möglich.

Die besten Ergebnisse wurden beim Studium des Faserverlaufs in den zentralen und peripheren Ganglien mit Hilfe der Silbernitratfärbung nach RAMON Y CAJAL erhalten. Es wurde die Methode I (P. MAYER[1]) angewendet. Dabei empfahl es sich, die Gehirne herauszupräparieren oder, da dies nicht immer gelingt, die Köpfe in der Mitte zu spalten, um dem Silbernitrat größere Möglichkeit zum Eindringen zu geben. Um das Eindringen noch zu beschleunigen und ein Untersinken der Objekte zu ermöglichen, wurde die Fixierung im Vakuum vorgenommen.

Zum Fixieren des thorakalen Ganglions der Imago und der larvalen Nervenelemente wurden diese zweckmäßig freigelegt, was bei der Imago durch Wegpräparieren der Thoraxmuskulatur, bei der Larve durch Aufritzen des Abdomens geschah. Die Objekte blieben 3—4 Tage in der 6%igen Silbernitratlösung und wurden dann nach kurzem Auswaschen einem Gemisch von:

1—2 Teile Hydrochinon,
5 Teile Formol,
100 Teile Aqua dest.

ausgesetzt. Am vorteilhaftesten läßt man das jeweils frisch angesetzte Reduktionsgemisch 24 Stunden im Dunkeln einwirken.

Bei den Lebenduntersuchungen zu Zuchtzwecken erwies sich folgendes Verfahren als günstig: Die Larven wurden mit einer kleinen Futtermenge aus dem Zuchtglas geschöpft und in eine große Petrischale mit Wasser gebracht. Auf diese Weise waren ohne Mühe die gewünschten Larvenstadien mit dem Pinsel herauszunehmen und auf den Objektträger zu bringen. Um Bewegungen der Larve unter dem Deckglas zu verhindern, wurde mit Zellstoffwatte soviel Wasser abgesaugt, daß das Tier festgeklemmt wurde, ohne zu zerquetschen.

Zum Studium der Morphologie des Nervensystems wurde eine Methode angewendet, die auch für andere Zwecke zu empfehlen ist. Sie soll an dieser Stelle besonders beschrieben werden:

Bei der Präparation kleiner Imagines verfährt man vorteilhaft so, daß man sie mit Hilfe feiner Nadeln in einer Präparierschale festheftet oder, wenn

[1] Zoomikrotechnik 1920.

die Kleinheit des Objektes dies nicht zuläßt, sie mit Wachs festklebt. Indessen führt bei fußlosen Insektenlarven keine dieser Methoden zum Ziel, da infolge der großen Festigkeit des Chitins der Larvenkorper bei der Praparation entweder durch die Nadeln zerrissen wird oder sich von dem Wachs ablöst. Um letzterem Mißgeschick zu entgehen, kann man die Larven vollstandig in Wachs einbetten und dann nur an einer gewünschten Stelle eine Öffnung in das Wachs und in das darunter befindliche Integument machen, um in Frage kommende Organe freizupräparieren. Ist man jedoch vor die Aufgabe gestellt, einen vollständigen Situs zu erhalten, so reicht letztere Präparationsweise nicht aus. Um das Nervensystem der *Drosophila*-Larve freizupräparieren, bin ich deshalb zu der von Herrn Dr. W. Kuhl (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 1922) angegebenen Collodiummethode übergegangen, die ursprunglich darauf abzielt, Tiere mit dickem Chitinpanzer, die sich mit dem Mikrotom in toto nicht schneiden lassen, mit dem Rasiermesser zu zerlegen. Diese Methode garantiert nicht nur einen ungestorten Situs, sondern es werden auch Schrumpfungen, die bei dem Einbetten in Paraffin durch Warme entstehen, vermieden. Man verfahrt dabei folgendermaßen:

Eine große Anzahl von Larven wird fixiert und über absoluten Alkohol in ein Gemisch von Alkohol und Äther und dann in reinen Äther gebracht. In diesem bleiben sie 12 Stunden, kommen dann in verdunntes Collodium und bleiben nun 12 Stunden in Collodium duplex. Zum Eindicken des Collodiums bediene ich mich kleiner Petrischalen mit Deckel und kann so bei geringer Verdunstung eine gewunschte Konsistenz des Collodiums erreichen. Am meisten geeignet erwies sich dieses dann, wenn es noch etwas plastisch war. Ein zu starkes Eindicken erschwert die Praparation, da dann auch das in das Körperinnere eingedrungene Collodium erhartet und die Organe untereinander verkittet.

Die Objekte liegen nun mehr oder weniger orientiert in der Collodiummasse, jedoch alle in einer Ebene, da sie beim Eindicken auf den Boden der Schale sinken. Zum endgultigen Einbetten muß darauf geachtet werden, daß sie allseitig von Collodium umgeben sind. Ist dies nicht der Fall oder wölbt sich das Collodium an der Stelle, wo ein Objekt liegt, hervor, so fugt man wahrend des Eindickens eine dunne Schicht Collodium hinzu. Spater wendet man das erhartete Blockchen um und versieht nun auch die ehemalige Unterseite mit einer neuen Collodiumschicht. Nachdem nun die Objekte gut eingeschlossen sind, schneidet man ein kleines Wurfelchen, das ein Tier enthalt, heraus. Nach Entfernen des uberflussigen Collodiums kann man die Lage des Objektes genau feststellen, um nun den gewunschten Schnitt mit dem Rasiermesser zu führen. Die so erhaltenen Schnitteile konnen in Alkohol aufbewahrt und unter dem Binocular studiert werden. Zeigt nun die Schnittflache die zu untersuchenden Teile nicht in ihrer ganzen Ausdehnung, was bei dem Nervensystem meistens der Fall ist, so kann man mit feinen Nadeln Organe, die nicht in Frage kommen, entfernen. Dabei empfiehlt es sich, mit einem Farbstoff leicht anzufarben. Ich verwende dazu Lichtgrün in 96%igem Alkohol. Zur Praparation befestige ich die Schnittteile, die immer noch in Collodium halb eingeschlossen sind, mit Nadeln in einer Prapierschale. Soweit es die Durchsichtigkeit des Chitins zulaßt, kann man die freigelegten Organe mit dem Integument aus dem Collodium lösen und zu mikroskopischen Dauerpräparaten weiterverarbeiten. Es empfiehlt sich dann mit einem beständigen Farbstoff (Hämalaun und Alauncarmin) nachzufärben.

I. Das Nervensystem der Larve.

Das Zentralnervensystem der Musciden ist bis heute noch wenig beschrieben. Die meisten Angaben beziehen sich auf die Morphologie (LEYDIG 1864, WEISMANN 1864, LOWNE 1895 und HEWITT 1914). Histologische Studien über das Nervensystem betreffen meistens nur spezielle Teile desselben (Gehirn und Augentractus). Dasselbe gilt für die Metamorphose (vgl. VIALLANES 1882, LOWNE 1895, VAN REES 1889 und BAUER 1904). Indessen sind die Vorgänge während der Metamorphose des Muscidennervensystems besonders beachtenswert, da nicht nur eine äußere Gestaltveränderung, sondern auch eine tiefgreifende innere Umgestaltung stattfindet.

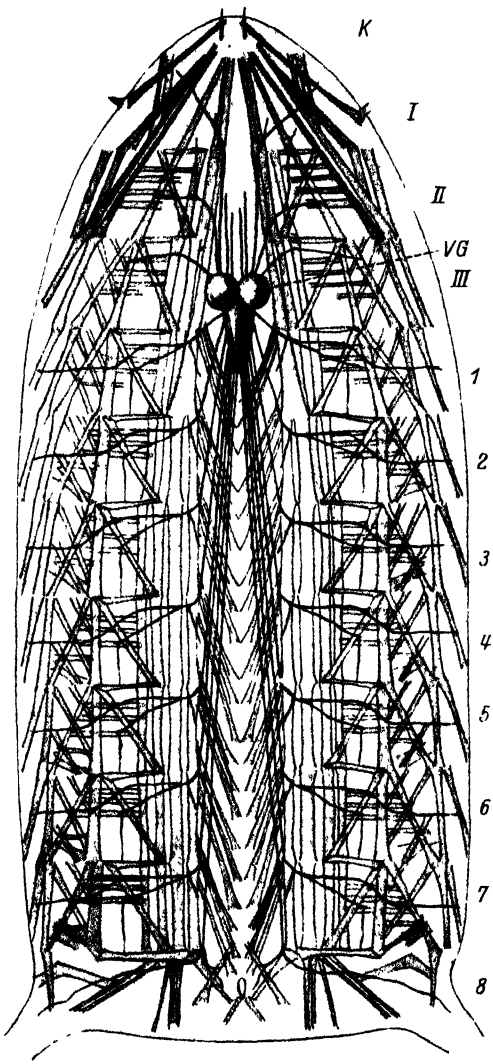


Abb. 1. Situs des Nervensystems. Die Larve ist längs der dorsalen Mittellinie aufgeschnitten und ausgebreitet.

1. Das larvale »Verbundganglion« und seine Metamorphose.

Das somatische Nervenzentrum der Larve liegt im 3. thorakalen und 1. abdominalen Segment und zeigt die starke Konzentration des typischen Muscidenbauchmarks. Es wird durch das »Verbundganglion« repräsentiert, in welchem sämtliche Ganglien des Larvenkörpers vereinigt liegen (Abb. 1 *VG* und Taf. 4, Abb. 1). WEISMANN (1864) nannte den oberhalb des Oesophagus gelegenen Teil »Hemisphären« und den unteren »konischen

Zapfen«. LOWNE (1895) belegte die ganze Ganglienmasse mit dem Namen »Neuroblast«, und HEWITT (1914) nannte sie einfach »the ganglion«.

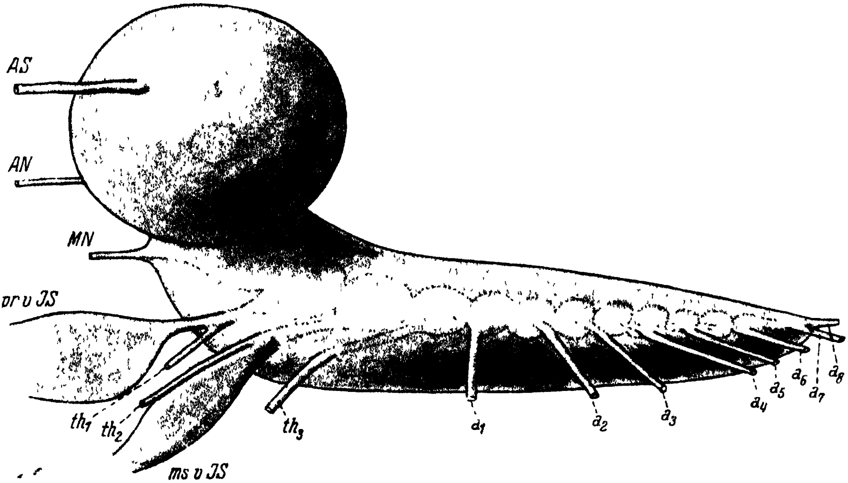


Abb. 2. Lateralansicht des larvalen Verbundganglions. a_1,a_2—a_8 Abdominalnerven, *AS* Augenstiel, *AN* Antennennerv, *MN* Nerv des Unterschlundganglions, *ms.v.IS* mesothorakale Imaginalscheibe, *pr.v.IS* prothorakale Imaginalscheibe, th_1, th_2, th_3 Thorakalnerven

WEISMANN beschrieb das larvale Nervencentrum der Musciden folgendermaßen: »Die Centralteile des Nervensystems der Muscidenlarven

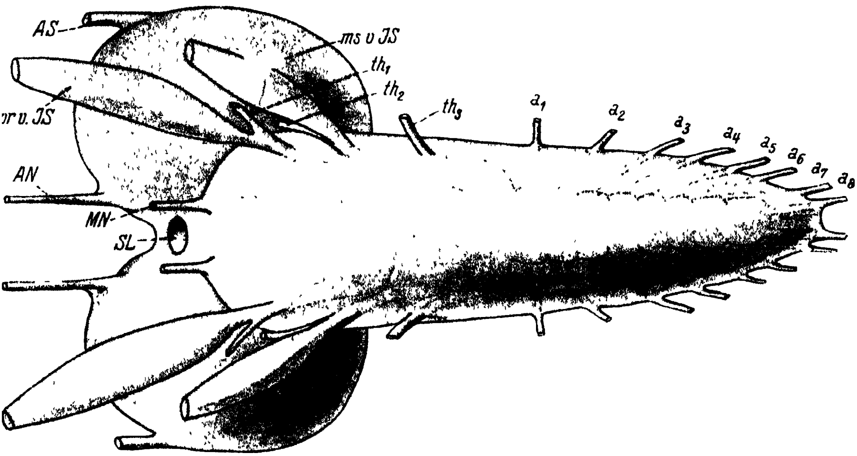


Abb. 3. Ventralansicht des larvalen Verbundganglions.

weichen von denen anderer Insekten bedeutend ab. Es findet sich hier kein Bauchstrang, dessen einzelne Ganglienknoten durch Längscommissuren verbunden sind und der so ziemlich den ganzen Körper durch-

zieht, sondern die Nervenmasse bildet einen einzigen kurzen konischen Zapfen, der seine virtuelle Zusammensetzung aus den Ganglien des Bauchstranges nicht einmal durch seitliche Einkerbung andeutet«. Auch das Verbundganglion der *Drosophila*-Larve besteht aus den genannten Abschnitten, dem supraoesophagealen und dem infraoesophagealen Teil. Der erstere (die Hemisphären WEISMANNS und die Cerebrallobi HEWITTS) besteht aus zwei kugeligen Ganglienmassen, die dem vorderen Abschnitt des infraoesophagealen Teiles aufliegen und zwischen sich einen engen Kanal zum Durchtritt des Oesophagus freilassen (Abb. 2 und 3). Die Fibrillärmassen der Hemisphären stehen durch dicke Schenkel (Crura) mit dem infraoesophagealen Abschnitt in Verbindung. In diesen Schenkeln sind demnach die Connective zwischen Ober- und Unterschlundganglion zu erblicken. Äußerlich zeigt der infraoesophageale Abschnitt keinerlei Segmentierung, so daß man nur an den zahlreichen beiderseits austretenden Nerven erkennen kann, aus wievielen Ganglienpaaren er sich zusammensetzt. An Mikrotomschnitten ist eine innere Dreiteilung deutlich zu erkennen. Es ist zu unterscheiden: das paarige Unterschlundganglion, drei Paare thorakaler Ganglien, die durch die großen Medullarmassen der Beinzentren auffallen, und acht Paare gleichgroßer Abdominalganglien. Damit entspricht also jedem Körpersegment der Larve ein besonderes Ganglienpaar des »konischen Zapfens«.

Die Hemisphären.

Trotz ihrer einfachen kugeligen Form lassen sich an der »Punktsubstanz« der Hemisphäre die charakteristischen Zentren des Insektengehirns erkennen (Abb. 7). Es sind dies der Zentralkörper, die Pilzkörper, die Balken und die Antennenlobi. Den größten Raum der Hemisphären nehmen die Ganglienzellen und die Zellen der äußeren Rindenschicht ein. Letztere besteht aus embryonalen Zellen (optogene Zellen VIALLANES'), die zu einem regelmäßigen Epithel (äußerer Bildungsherd, BAUER 1904) angeordnet sind. Während des ersten und zweiten Larvenstadiums liegen die Zellen des Bildungsherdes direkt auf den Ganglienzellen. Im letzten Larvenstadium hat sich zwischen ihnen eine neue Art von Zellen gebildet (Abb. 4). Da die Larve keine Augen besitzt, sind die Augenganglien nur teilweise vorhanden. Auf Horizontalschnitten ist eine Medulla interna und eine Medulla externa (Punktsubstanz des inneren und mittleren Augenganglions) zu erkennen. Zwischen beide schiebt sich ein schmales Band von Zellen, die den inneren Bildungsherd (BAUER) bilden (Abb. 4 und 5). Der embryonale Charakter großer Teile der Hemisphären tritt am deutlich-

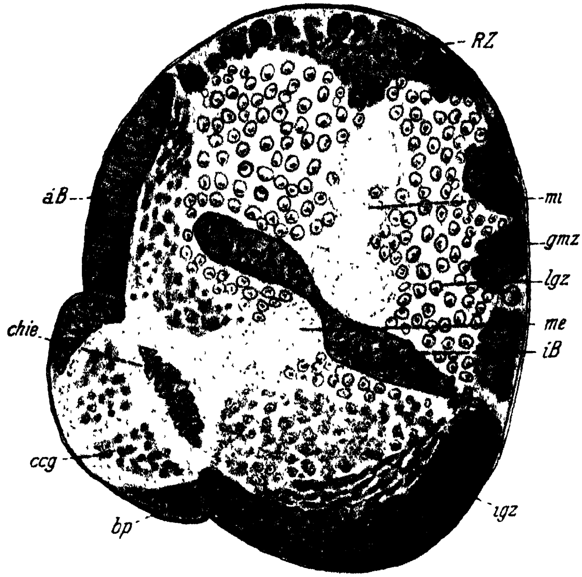


Abb 4. Schiefer Horizontalschnitt durch die rechte Hemisphäre. *aB* äußerer Bildungsherd, *ccg* äußere Körnerschicht (Couche des cellules ganglionnaires), *bp* Randwulst, *chi e* äußeres Chiasma, *iB* innerer Bildungsherd, *igz* imaginale Ganglienzelle, *gmz* Ganglienmutterzelle, *lgz* larvale Ganglienzelle, *me* äußere Medulla, *mi* innere Medulla, *RZ* Riesenzelle.

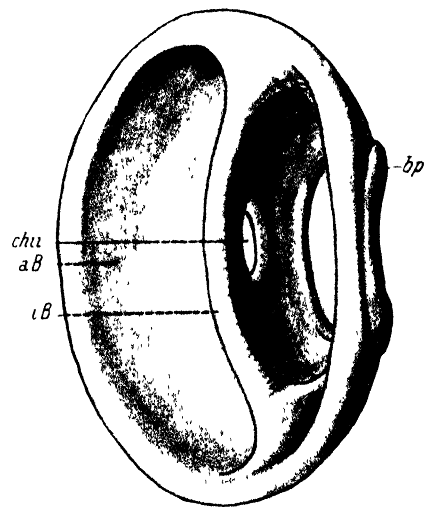


Abb. 5. Modell des äußeren und inneren Bildungsherdes von vorn und innen gesehen. *chi.i* Verbindungsstelle zwischen der äußeren und inneren Medullarmasse. Weitere Abkürzungen wie in Abb. 4.

sten an den nach Ramon y Cajal behandelten Präparaten zutage. Die ausgefärbten Nervenfasern befinden sich nur in der zentralen Punkt-

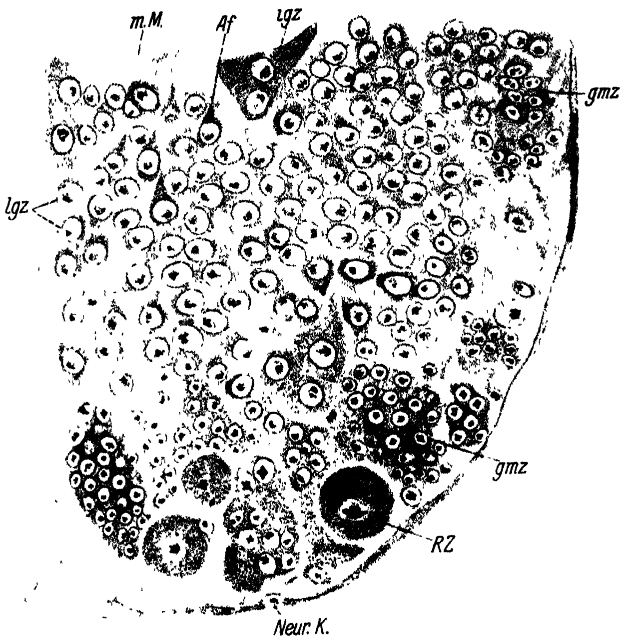


Abb 6. Querschnitt durch das larvale Verbundganglion in der Region des eigentlichen Unterschlundganglions. *gmz* Ganglienmutterzelle, *Af* Axenfaden, *igz* imaginale Ganglienzelle, *lgz* larvale Ganglienzelle, *mM* Medullarmasse, *Neur.K* Neurilemmkern.

substanz und in den Schenkeln zwischen den Hemisphären und dem konischen Zapfen.

Das infraoesophageale Verbundganglion.

Seinem histologischen Aufbau nach entspricht es völlig den Hemisphären, doch findet sich keine Zellschicht, die den Bildungsherden entspricht. Die Segmentierung ist am deutlichsten in der Ebene des Mittelstranges (Escherich) zu erkennen. Trifft man zufällig

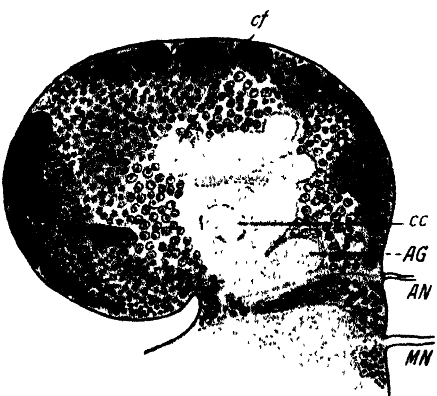


Abb. 7. Lateraler Sagittalschnitt durch die Hemisphäre. *cf* Corpus pedunculatum, *cc* Zentralkörper, *AG* Antennenlobus, *AN* Antennennerv, *MN* Unterschlundganglionnerv.

auf Schnitten diese vertikale Medianebene (Abb. 8), so sieht man die Commissuren der thorakalen und abdominalen Ganglien die Fasern des Mittelstranges durchbrechen. Zwischen den Fasern der Comissuren sind meistens kleine Zellen, wahrscheinlich Neurilemmzellen, eingestreut. Die eigentlichen Ganglienzellen fallen durch die Größe ihrer Kerne und deren hyalines Plasma auf. Sie befinden sich fast nur auf der Ventral und Lateralseite der Ganglien. Die äußerste Rindenschicht besteht aus kleinen Zellen mit starkfärbbarem Kern- und Zellplasma. An der reifen Larve sind in der Region des Unterschlundganglions besonders dichte Zellhaufen und Riesenkerne (Abb. 6) anzutreffen, die während der Metamorphose eine wichtige Rolle spielen.

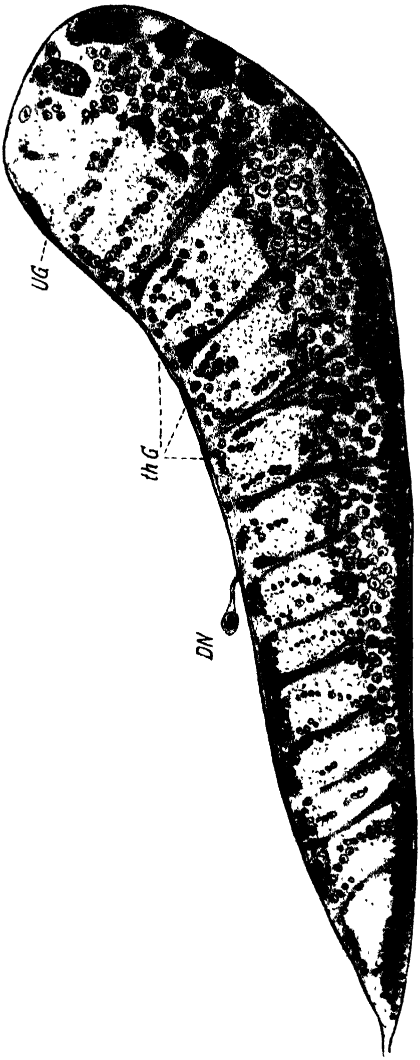


Abb. 8. Medianer Längsschnitt durch das larvale Verbundganglion. *Dn* Dorsalnerv, *thG* Thorakalganglien, *UG* Unterschlundganglion.

Die Metamorphose des Nervensystems.

Mit der Entfaltung der Imaginalscheiben beginnt bei den Insekten auch die äußere Umgestaltung der nervösen Zentren. Hiervon sind heute die Vorgänge in den optischen Teilen am besten bekannt, insbesondere bei den Musciden (Viallanes 1882). Cytologische Untersuchungen sind nur wenig gemacht worden. Auch weichen die Ergebnisse der Autoren sehr voneinander ab, da mit sehr verschiedenen technischen Mitteln gearbeitet und sehr verschiedenartiges Material untersucht wurde.

Bei *Drosophila* sind folgende Umwandlungen der äußeren Gestalt zu beobachten: Die infraoesophageale Ganglienmasse erfährt eine starke Einschnürung an der Grenze zwischen den Unterschlundganglien und den prothorakalen Ganglien, wodurch bei der Imago eine Trennung des cephalen Zentrums von den thorakalen zustande kommt. Die Einschnürungsstelle entspricht also den Connectiven zwischen den Unterschlund-

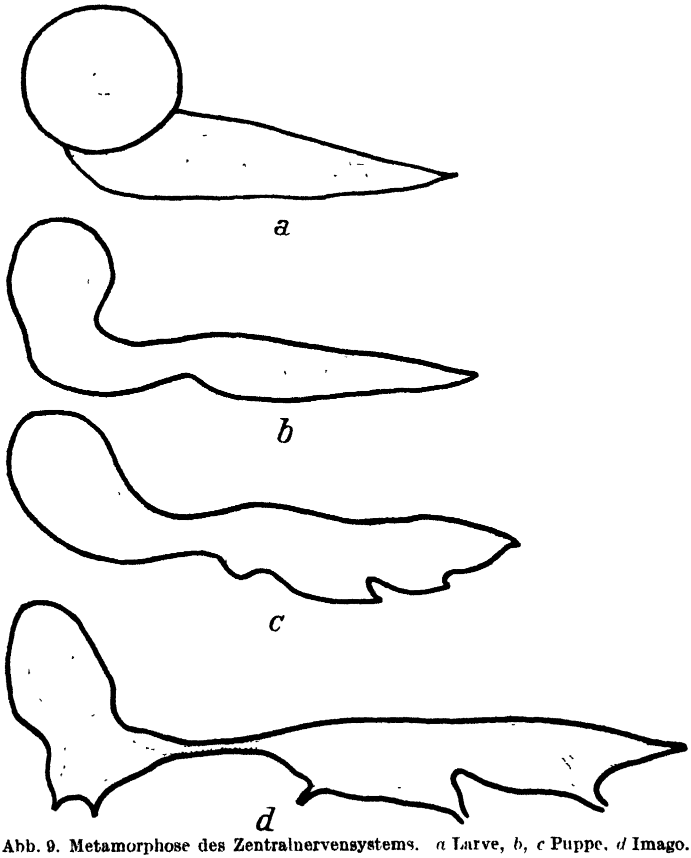


Abb. 9. Metamorphose des Zentralnervensystems. *a* Larve, *b*, *c* Puppe, *d* Imago.

ganglien und dem thorakalen Verbundganglion, die bei der Imago als ein einheitlicher Strang (cephalothorakaler Nervenstrang, Kap. II) vorhanden sind. Indessen nehmen die thorakalen Ganglien an Größe zu, während die acht abdominalen Ganglien allmählich zu einem einzigen Ganglion verschmelzen (Abb. 9). Die Transformation der Hemisphären in das imaginale Gehirn steht ganz im Dienste der Augenbildung. Sie hängt vor allem von der Entfaltung der larvalen Lamina ganglionaris (VIALLANES) ab, aus der sich das äußere Augenganglion entwickelt

(Abb. 10 und 11). Dabei verschmelzen die Hemisphären in der Mitte immer mehr miteinander und nehmen allmählich einen ovalen Querschnitt an (Abb. 10), dessen Längsachse in der Querrichtung des Körpers liegt, während sie vorher in der Längsrichtung verlief.

Die innere Umbildung der Nervenzentren, besonders diejenige der Ober- und Unterschlundganglien, beginnt schon, bevor die Larve sich zur Verpuppung festsetzt. Zu dieser Zeit sind in den Hemisphären unter

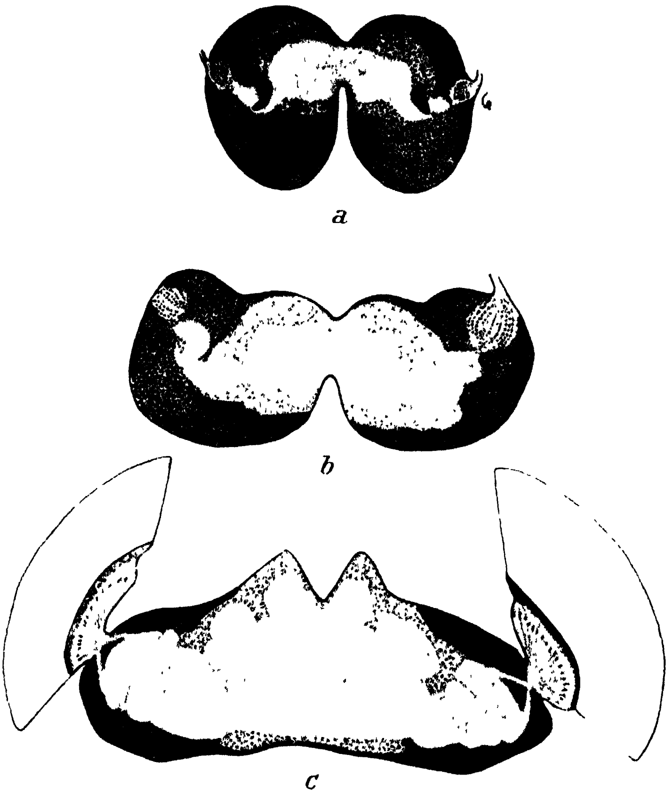


Abb. 10. Horizontalschnitte durch die Oberschlundganglien der Larve (a), Puppe (b) und Imago (c).

dem äußeren Bildungsherd längliche Zellen mit starkfärbbarem Plasma zu finden (Abb. 6). Wahrscheinlich sind dies die Zellen, die Bauer (1904) mit dem Namen »Ganglienmutterzellen« belegte. An diese Zellen schließt sich nach innen ein Lager kleiner Ganglienzellen mit hellen Kernen und dunklem Plasma (bei Färbung mit Hämatoxylin nach Heidenhain) an. Nach Bauer wären diese Zellen als »imaginale Ganglienzellen« zu betrachten. Wieweit die Bezeichnungen Bauers berechtigt sind, läßt sich an *Drosophila* nur schwer nachprüfen. Jedenfalls darf die Bezeich-

nung »imaginale« und »larvale« Zellen nicht in dem Sinne verstanden werden, als ob die larvalen in dem Gehirn der Imago nicht mehr vorhanden wären, denn bis heute ist noch nicht einwandfrei festzustellen gewesen, ob tatsächlich alle Elemente der Larve einer Histolyse unterliegen. In der Nähe der Bildungsherde beobachtet man häufig sehr große Zellen von kugeliger Gestalt (Durchmesser 8 μ), die ihrer Struktur nach mit den Neuroblasten der Bildungsherde übereinstimmen. Ähnliche Zellen findet man in dem Unterschlundganglion inmitten von blasig aufgelösten Geweben. Sehr wahrscheinlich handelt es sich hier um phagocytenähnliche Zellen (Abb. 6). Die von SANCHEZ (1923, 1925) als »Corpuscules poly-

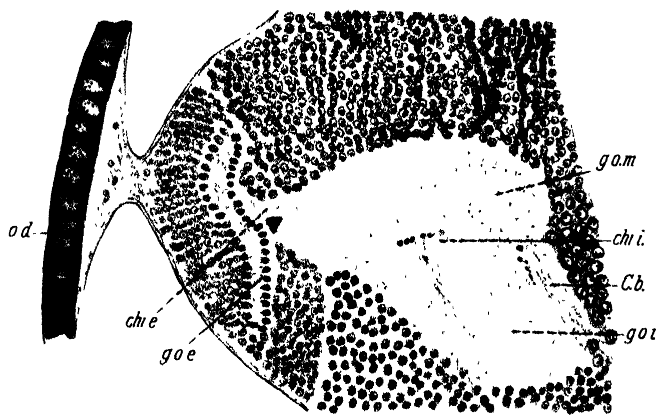


Abb 11. Augentractus der Puppe kurz nach der Ausstülpung des Kopfes. *Chi.e.* äußeres Chiasma, *Chi.i.* inneres Chiasma: *C.b.* Cuccatisches Bündel, *g.o.e* äußeres Augenganglion, *g.o.i.* inneres Augenganglion, *g.o.m.* mittleres Augenganglion, *o.d.* Augenscheibe.

nucléaires« beschriebenen syncytienartigen Gebilde von wechselnder Gestalt werden ebenfalls häufig in diesen Regionen angetroffen. Sehr wahrscheinlich handelt es sich bei ihnen nicht um Auflösung, sondern um Neubildung nervöser Elemente. Die in Abb. 6 abgebildeten großen Ganglienzellen mit hyalinen Kernen und auffallend viel Zellplasma sind neugebildete Ganglienzellen, die man in großer Anzahl noch in diesem Zustand bei der fast fertig ausgebildeten Imago findet.

2. Die Körpernerven.

Außer den Augenstielen (»nervöser Stiel« nach VIALLANES) tritt aus dem Bereich der Hemisphären noch ein zweites Paar von Nerven aus. Es sind die Antennennerven. Sie entspringen seitlich von den Antennenlobi und laufen dicht am Schlundloch entlang, um sich nach ihrem Austritt zu Seiten des Oesophagus oralwärts zu erstrecken. Diese Nerven

enthalten das Faserbündel, das das Antennenganglion des Antennomaxillarkomplexes mit dem Verbundganglion verbindet. Und da dieser Nerv das sogenannte Antennalorgan (Eye-like organ nach LOWNE, vgl. Kap. V) versorgt, ist der Beweis erbracht, daß wir in letzterem das larvale Antennenorgan zu suchen haben. Ein weiteres Nervenpaar, das zu den Kopfnerven der Larve zu rechnen ist, entspringt aus dem Bereich des Unterschlundganglions (Abb. 2 und 3). Es tritt seitlich vorn aus dem supraoesophagealen Verbundganglion aus und versorgt den größten Teil der Kopfmuskulatur, die Hautsinnesorgane im Kopfsegment und ferner das Maxillarganglion des Antennomaxillarkomplexes sowie die »Hypophyse« (vgl. Kap. V). Von diesem Nervenpaar gehen auch die Nerven aller Chordotonalorgane des Kopfes und außerdem der mit dem Maxillarganglion in Verbindung stehenden übrigen Kopfsinnesorgane aus.

Den beiden ersten Anschwellungen der thorakalen Zentren (der prothorakalen und mesothorakalen) entspringen die Stiele der pro- und mesothorakalen Beinscheiben, an deren Basis zugleich die Nerven der entsprechenden Thorakalsegmente ausgehen. Letztere innervieren die Muskulatur und die Sinnesorgane dieser Segmente. Da die Imaginalscheiben des metathorakalen Beinpaares nicht an dem Verbundganglion hängen, entspringt der Region des dritten thorakalen Ganglions nur der Nerv des metathorakalen Segmentes. Er ist wie die anderen Thorakalnerven motorisch und sensibel zugleich.

Am hinteren Ende des Verbundganglions entspringen die acht Nervenpaare der Abdominalsegmente. Sie verlaufen meist noch eine Strecke im Ganglion und treten dann am Hinterende nach Art einer »Cauda equina« aus und laufen ohne vorherige Verästelung bis zu dem entsprechenden Abdominalsegment (Abb. 3). Von dort aus läuft ihnen jeweils eine Trachee entgegen, die erst in der äußeren Ganglienzellschicht endigt. Die Nervenverzweigung im 1.–7. Abdominalsegment ist regelmäßig. Der auf der Ventralseite zwischen den schiefen und geraden Bauchmuskeln eintretende Hauptstamm gibt zunächst caudalwärts einen Ast ab, der vorwiegend sensible Fasern enthält und die später zu beschreibenden (S. 606) »monoscolopalen Chordotonalorgane« sowie die ventralen Hautsinnesorgane innerviert (Abb. 12). An der zweiten Gabelung teilt sich der übrige Segmentnerv in zwei gleichstarke Äste, von denen der caudale die Sinnesorgane der Flanken, die Lateralmuskeln und das »dorsale Chordotonalorgan« (S. 606) versorgt, während der orale Ast nach dem großen, dorsolateralen Chordotonalorgan verläuft und außerdem die übrigen Hautsinnesorgane und Muskeln innerviert.

Die Verästelung der Thorakalnerven und des letzten Abdominalnervs weicht infolge der verschiedenen Organisation dieser Segmente von den geschilderten erheblich ab. Eine sehr eigentümliche Verzweigung findet im zweiten Thorakalsegment statt, wo ein starker Nerv in das 1. Thorakalsegment übergreift und in diesem das eine große Chordotonalorgan innerviert (Taf. 4, Abb. 1). Dieses Übergreifen ist nur an dieser Stelle zu finden, während die übrigen Nerven mit ihren Nebenästen streng in dem zugehörigen Segment bleiben. Die Tatsache, daß im ersten Thorakalsegment eine doppelte Ausbildung des »triscolopalen Chordotonalorganes« vorliegt, führte mich zu der Annahme, die

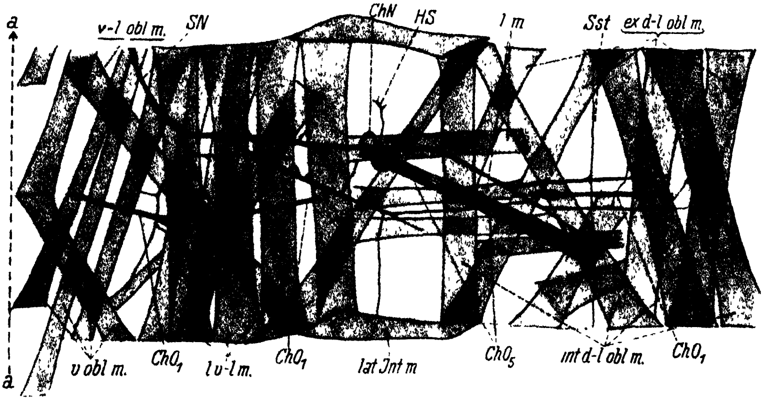


Abb. 12. Aufgabelung eines Abdominalnerven. *a*-*a* ventrale Mittellinie, *ChO*₁, *ChO*₅ Chordotonalorgane, *ex.d.-l.obl m.* äußerer schiefer Dorso-lateral-Muskel, *HS* Hautsinnesorgan, *int d.-l. obl.m.* innerer schiefer Dorso-lateral-Muskel, *lat.Int.m.* lateraler Intersegmentalmuskel, *l v.-l.m.* Ventro-lateraler Längsmuskel, *SN* Segmentnerv, *Sst* Seitenstrang, *v.-l.obl.m.* schiefer Ventro-lateral-Muskel, *v.obl.m.* schiefer Ventralmuskel, *ChN* Chordotonalnerv.

schon HEWITT auf Grund der Anordnung der Muskulatur bei *Musca domestica* gemacht hat, nämlich, daß das 1. Thorakalsegemt (postcephales Segment) aus ursprünglich 2 Segmenten besteht, die HEWITT mit »1. postorales« und »2. postorales« Segment bezeichnet. Nach obigem Befund scheint ein engerer Zusammenhang zwischen dem zweiten postoralen und dem zweiten thorakalen Segment zu bestehen.

Der Seitenstrang.

Ein sehr eigentümliches und bis jetzt noch nicht beachtetes Ligament, das lateral ununterbrochen durch fast alle Segmente verläuft und mit dem jeweiligen Segmentnerv in Verbindung steht, beginnt im 2. Thorakalsegment und endet an der Basis des Stigmenhörnchens am 8. Abdominalsegment (Taf. 4, Abb. 1). Ob dieser »Seitenstrang« nervöser Natur ist oder nicht, läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Am

wahrscheinlichsten ist es, daß hier ein Aufhängeband vorliegt, da keine Neurilemmkerne nachzuweisen und an seinen terminalen Endigungen keine besonderen Endanschwellungen oder Sinnesorgane irgendwelcher Art zu entdecken sind. Der mit dem »Seitenstrang« in Verbindung tretende Ast des Segmentnervs (Abb. 12) ist rein sensibel. Er innerviert Teile der Hypodermis und das große laterale Sinneshaar. Die Verbindungsstelle beider ähnelt den gewöhnlichen Nervengabelungen. Das Neurilemm ist hier segelartig ausgespannt, ein Neurilemmkern ist fast immer an dieser Stelle zu finden.

Die Dorsalnerven.

Hewitt (1914) beschreibt besondere, auf der Dorsalseite des larvalen Verbundganglions von *Musca* entspringende »akzessorische Nerven«, von denen er einen paarigen und zwei unpaare entdeckte. In diesen Nerven, die bei *Drosophila* in größerer Anzahl gefunden wurden, sind die stammesgeschichtlichen Reste des »medianen Strangpaares« des embryonalen Annelidenbauchmarks, das bei den Hirudineen nur noch als unpaarer Mediannerv zu finden ist, zu erkennen (Haller 1905). Escherich (1902) hat an *Lucilia caesar* die Entstehung dieses unpaaren Stranges (Mittelstrang) untersucht und gefunden, daß er getrennt vom eigentlichen Bauchmark entsteht, später aber bei den Musciden eine besonders starke Verwachsung infolge der Kontraktion des larvalen Nervensystems zeigt. Er nennt den Mittelstrang »neutralen Mediannerv«.

Soweit es mir durch zahlreiche Versuche an der für diese Zwecke weniger geeigneten *Drosophila*-Larve gelungen ist, einen Zusammenhang zwischen den Elementen des Mittelstranges und den akzessorischen Dorsalnerven zu finden, möchte ich folgende Vermutung aussprechen: Die akzessorischen Dorsalnerven der *Drosophila*-Larve entspringen dem medianen Verbundganglion; sie gehen also aus dem Bereich des Mittelstranges hervor. Sie sind teils paarig, teils unpaar. Die paarigen entspringen auch mit unpaarer Wurzel und enthalten oft an ihrer Gabelungsstelle zwei Kerne, die wahrscheinlich als Neurilemmkerne anzusehen sind. Leider sind die besagten Nerven bei *Drosophila* derart zart, daß sie weder auf dem Wege der Präparation, noch auf Schnitten zu verfolgen sind. Auf besonders günstig orientierten Schnitten ist ihre Zahl auf acht zu schätzen; jedoch scheinen nicht alle vollständig ausgebildet zu sein, wie mich Totalpräparate belehrten. Besonders die ersten Nerven sind niemals als vollständige Nervenfasern angetroffen worden, sondern endigen in kurzen Kölbchen mit einem Kern von der Größenordnung der Neurilemmkerne (Taf. 9, Abb. 1, *Dn*). Hewitt behauptet,

daß die akzessorischen Dorsalnerven, von denen er einen paarigen und zwei unpaare beschreibt, mit den Körpernerven zusammen nach verschiedenen Segmenten verlaufen. Ich konnte aber in keinem Segment einen solchen Nerven entdecken und schließe daraus, daß die akzessorischen Dorsalnerven ihrer Funktion nach zum sympathischen Nervensystem zu rechnen sind und die auf den Chylusmagen folgenden Darmabschnitte innervieren.

Die Körpernerven während der Metamorphose.

WEISMANN (1864) und VAN REES (1889) haben die morphologischen und histologischen Veränderungen des Nervensystems von *Musca* teilweise beschrieben und Beobachtungen über das Schicksal der Körpernerven und der Stiele der Imaginalscheiben gemacht. Leider widersprechen sich ihre Befunde zum Teil erheblich. Wie schon ohne weiteres aus dem Unterschied der äußeren Gestalt des larvalen und imaginalen Nervenzentrums folgt, kommen beiden sehr verschiedenartige Funktionen zu. Dasselbe gilt für die Körpernerven. Die Teile, die ihrer Bestimmung nach die größte Beständigkeit haben müssen, sind die Stiele der Imaginalscheiben, die bis zur vollständigen Entfaltung der imaginalen Organe erhalten bleiben. Es ist möglich, jedoch nicht zu beweisen, daß die Nerven dieser Organe aus den Stielen hervorgehen. Der Nerv des dritten Beinpaares muß indessen neugebildet werden, da die entsprechenden Imaginalscheiben nicht mit dem Verbundganglion in Verbindung stehen. Die »Cauda equina« der acht Abdominalnervenpaare muß ganz aufgelöst werden, da die Innervierung des Abdomens der Imago auf andere Weise als bei der Larve geschieht. Daß die Neubildung der Nerven ohne entsprechende larvale Elemente geschehen kann, zeigen die vielen am Gehirn und Thorakalganglion der Imago entspringenden Nerven. Die larvalen Dorsalnerven verschwinden vollständig.

3. Das viscerale Nervensystem der Larve.

Das viscerale Nervensystem der Musciden ist nicht so sehr differenziert wie das anderer Insekten. Es besteht aus einem Zentrum und dem unpaaren Visceralnerv.

Das Zentrum des visceralen Nervensystems der *Drosophila*-Larve wird durch das Ventricularganglion dargestellt. Es liegt dorsal auf dem Ösophagus an der Stelle, wo er in den Proventrikel einmündet. Der kopfwärts entspringende Visceralnerv steht mit dem hinteren Teil der Brücke zwischen den Hemisphären in Verbindung und ist weiter oralwärts bis an das Cephalopharyngealskelet zu verfolgen. Er endet hier

nicht wie bei anderen Insekten in einem Frontalganglion, sondern verästelt sich auf dem Epithel des Ösophagus. Die am Ventricularganglion entspringenden Nerven innervieren den Proventrikel, den Chylusdarm und das Rückengefäß[1]. Die feinere Anatomie des visceralen Nervensystems ist leider wegen der außerordentlichen Zartheit dieser Nerven nicht zu untersuchen. Meine Angaben stützen sich nur auf Mikrotomschnitte.

Die akzessorischen Dorsalnerven (siehe oben) sind nach meinem Dafürhalten als Teile des visceralen Nervensystems zu betrachten.

4. Die Variabilität einiger Nervengabelungen im Kopfsegment der Larve.

Die Aufgabelung der Nerven in den einzelnen Segmenten ist ziemlich variabel. Jedoch ist es trotz der großen Durchsichtigkeit des Larvenkörpers schwer, eine Stelle des Körpers zu finden, an der eine Nervengabelung jederzeit mit gleicher Deutlichkeit beobachtet werden kann. Ich machte vergebliche Versuche, die Variabilität der Hauptnervengabelungen in den thorakalen und abdominalen Segmenten zu studieren; immer wurden die entsprechenden Stellen durch den darunterliegenden Darm oder Fettkörper einer Untersuchung unzugänglich gemacht.

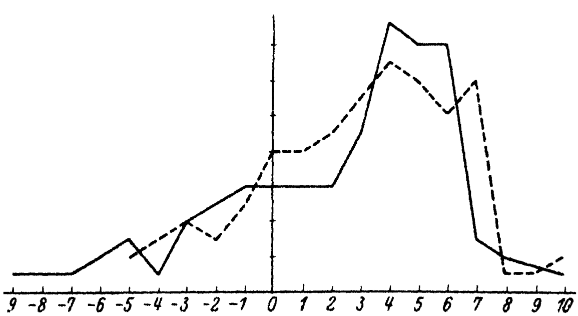
Günstiger erwies sich im vordersten Abschnitt des Kopfsegmentes die Aufgabelung des Maxillarnerven. Dieser gabelt sich unter dem Antennomaxillarkomplex in folgende drei Nerven auf: in den Nerv des Maxillarganglions, in den Nerv des Ventralorganes und in einen dorsal aufsteigenden Nerv (vgl. S. 638 und Abb. 32a). Es ist nun zu beobachten, daß der Nerv des Ventralorganes entweder genau gegenüber dem dorsalen Nerv entspringt oder etwas vor oder hinter diesem. Um festzustellen, welches eigentlich die normale Gabelungsweise ist und in welchem Grad Abweichungen von dieser Normalgabelung auftreten können, wurde ein Material von 100 Larven des zweiten Stadiums, die sich erfahrungsgemäß am besten zu solchen Untersuchungen eignen, untersucht. Ich ging dabei folgendermaßen vor: der Ursprung des dorsalen Nerven wurde als Anfangspunkt gewählt und von diesem die Entfernung bis zu dem Ursprung des ventralen Nerven gemessen. Die in den nachstehenden Tabellen angegebenen Einheiten betragen je 3,44 μ in der Natur. Positives Vorzeichen bedeutet, daß der Ursprung des dorsalen Nerven oralwärts von dem des ventralen liegt, negatives dagegen, daß er caudalwärts liegt. Demgemäß bedeutet die Zahl Null, daß beide Nerven an derselben Stelle entspringen. Die Untersuchung wurde an der

[1] Vgl. Miall-Hammond (1900).

wilden Form, an den Mutanten *white, black* und an *quintuple* gemacht. Die Ergebnisse sind in folgenden Tabellen und Kurven dargestellt:

Protokoll I. Die Nervengabelung am Antenno-maxillar-Komplex der Larve. Normal:

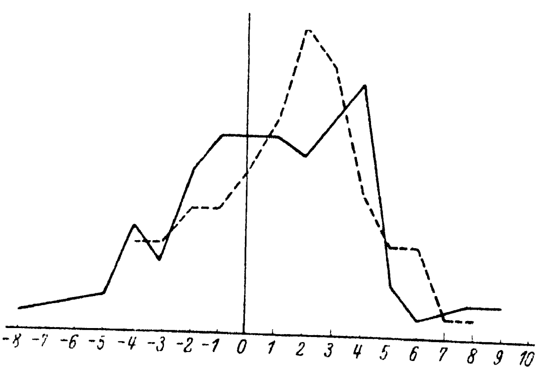
	l	r		l	r		l	r		l	r
1	+ 1	−5	26	+ 1	+ 1	51	+4	+1	76	+1	+6
2	0	−1	27	+ 9	+ 4	52	+5	+4	77	+6	+3
3	+ 6	+5	28	+ 1	0	53	+1	−1	78	+1	+5
4	+ 6	+4	29	− 1	− 1	54	+5	0	79	+5	+4
5	+ 6	+5	30	+ 2	+ 8	55	+5	+4	80	+2	+6
6	+ 7	+4	31	+ 3	+ 6	56	−2	+6	81	−3	+5
7	+ 2	0	32	+10	+ 6	57	+3	+6	82	−1	+5
8	− 1	0	33	+ 6	+ 4	58	0	−5	83	+6	−8
9	+ 7	+7	34	+ 3	+ 6	59	+5	+2	84	+5	+3
10	0	−2	35	− 2	− 1	60	+7	+4	85	+1	−7
11	− 5	+6	36	− 3	+ 4	61	+5	+1	86	0	−6
12	− 1	+2	37	0	− 2	62	+4	+7	87	+4	+2
13	+ 7	−2	38	+ 3	+ 2	63	+7	+3	88	+3	−3
14	+10	+5	39	+ 6	+ 8	64	+2	+5	89	+1	0
15	+ 2	+3	40	+ 7	+ 6	65	+2	−4	90	0	−1
16	+ 3	−2	41	+ 2	+10	66	−3	+5	91	+4	−3
17	+ 3	+4	42	+ 5	+ 1	67	+2	−2	92	+6	+4
18	− 3	−6	43	+ 4	− 3	68	+2	+2	93	+4	+3
19	+ 4	+3	44	+ 7	+ 4	69	−1	+4	94	+3	+5
20	+ 4	+1	45	+ 6	+ 3	70	+3	+6	95	0	+6
21	+ 7	+6	46	+ 5	+ 5	71	0	+4	96	+6	−3
22	+ 7	+7	47	+ 4	+ 2	72	+3	+4	97	+5	0
23	+ 3	−9	48	− 2	+ 1	73	+8	+5	98	+4	+3
24	+ 3	+5	49	+ 5	− 1	74	+4	−5	99	+7	+6
25	+ 7	+6	50	+ 4	+ 5	75	+5	+3	100	+7	+5



Kurve I.

Protokoll II. Die Nervengabelung am Antenno-maxillar-Komplex der Larve.
White:

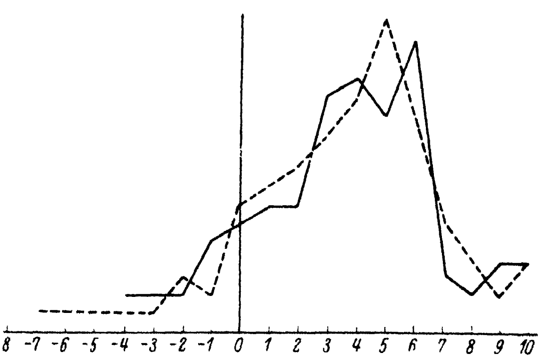
	l	r		l	r		l	r		l	r
1	+2	+8	26	+5	0	51	0	−1	76	−3	−2
2	+3	0	27	−1	−4	52	+1	+3	77	−2	+5
3	+4	−2	28	−6	1	53	+6	−3	78	+4	−1
4	−3	+3	29	+2	1	54	+2	−8	79	−1	+3
5	−1	0	30	0	+5	55	+2	0	80	+4	+1
6	−3	0	31	+3	−2	56	0	4	81	+3	−1
7	+7	+4	32	0	−1	57	+7	+4	82	+3	+1
8	+3	−1	33	−2	0	58	+4	−10	83	−1	−4
9	−4	+1	34	+8	+3	59	+1	+1	84	+3	+3
10	−1	+1	35	−2	+1	60	−2	−2	85	+4	0
11	+3	+4	36	+1	0	61	+1	+3	86	+3	+4
12	+2	−1	37	+4	+1	62	+2	−3	87	+3	+4
13	−4	+2	38	+2	+5	63	+3	−1	88	0	+3
14	+1	−2	39	−2	+2	64	−1	+2	89	+2	−1
15	−1	0	40	+5	+5	65	−2	+2	90	+1	+1
16	+5	−5	41	+3	+7	66	+3	−3	91	+4	−2
17	0	+4	42	+2	+1	67	+6	−4	92	+2	+3
18	+1	+3	43	0	−4	68	+2	+8	93	+5	+4
19	−2	+5	44	+3	+1	69	+1	+2	94	+2	+6
20	+1	+4	45	−3	+4	70	+1	+2	95	+2	+2
21	+6	+2	46	−4	−4	71	−3	+3	96	+3	+4
22	0	+4	47	+2	+3	72	+2	−2	97	+3	+5
23	+2	0	48	+6	−5	73	+1	+4	98	+3	0
24	−4	−2	49	+2	+4	74	+3	+1	99	+4	+1
25	0	+2	50	+5	−2	75	−4	−3	100	+1	−1



Kurve II

Protokoll III. Die Nervengabelung am Antenno-maxillar-Komplex der Larve.
Black:

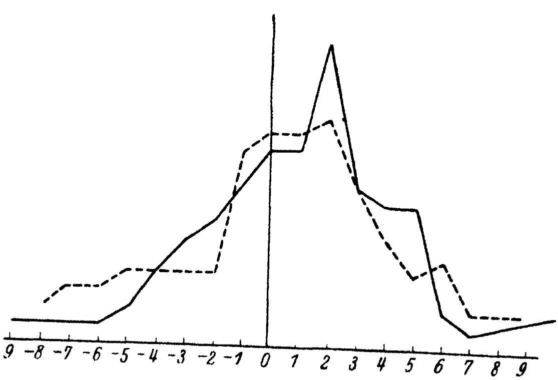
	l	r		l	r		l	r		l	r
1	+ 1	− 1	26	+7	0	51	−7	− 3	76	0	+1
2	− 2	+ 5	27	+7	+ 5	52	−3	+10	77	+ 1	+4
3	0	0	28	+3	+ 1	53	+6	+ 4	78	+ 3	+4
4	+ 5	+ 3	29	+4	+ 8	54	+8	+ 6	79	+ 2	0
5	+ 5	+ 5	30	+5	+ 5	55	0	+ 7	80	+ 5	+6
6	+ 2	+ 6	31	+6	+ 4	56	+5	+ 3	81	+ 4	+5
7	+ 4	+ 3	32	+3	+ 4	57	+6	+ 7	82	+ 2	0
8	+10	+ 2	33	+5	+ 5	58	+5	+ 5	83	+ 7	+6
9	+ 4	+ 6	34	+1	− 1	59	+9	+ 6	84	+ 5	+2
10	+ 5	+ 7	35	+1	− 2	60	+4	− 2	85	+10	+4
11	+ 6	+ 4	36	+6	− 1	61	−2	+ 3	86	+ 6	+4
12	+ 6	+ 3	37	+7	+ 4	62	+6	+11	87	+ 7	+6
13	+ 5	+ 6	38	+6	+ 6	63	+3	0	88	+ 1	+9
14	+ 2	− 1	39	+2	+ 3	64	+2	+ 3	89	+ 7	+8
15	+ 4	+ 3	40	+5	+ 6	65	+6	+ 8	90	0	+2
16	+ 3	+ 3	41	+5	+ 6	66	+5	+ 5	91	+ 1	−1
17	+10	+ 2	42	−1	+ 1	67	−1	+ 4	92	+ 3	+4
18	− 2	+ 1	43	+6	0	68	+2	− 4	93	+ 3	+5
19	+ 1	+ 4	44	+6	+ 2	69	+5	− 4	94	+ 4	+6
20	+10	+ 3	45	+3	+ 5	70	+2	+ 9	95	+ 4	+4
21	+ 4	+10	46	+5	+ 3	71	0	+ 4	96	− 3	+3
22	− 4	− 3	47	+3	+ 2	72	+2	+ 5	97	0	+1
23	+ 5	+ 6	48	+5	+10	73	+3	+ 1	98	+ 4	+6
24	+ 9	+10	49	+2	+ 2	74	+8	+ 1	99	+ 1	+3
25	+ 4	+ 6	50	+4	+ 5	75	0	+ 6	100	+ 4	+5



Kurve III.

Protokoll IV. Die Nervengabelung am Antenno-maxillar-Komplex der Larve. Quintuple (5 ple):

	l	r		l	r		l	r		l	r
1	+1	+2	26	−1	+4	51	+2	+3	76	−1	+1
2	−1	+3	27	−2	−1	52	0	+5	77	−8	−4
3	0	−3	28	+4	−1	53	+3	−2	78	−1	+2
4	+2	0	29	+1	−6	54	0	+5	79	−7	+3
5	−1	+2	30	−3	+2	55	+1	−1	80	−5	+5
6	+2	−3	31	+7	+4	56	−7	+1	81	−2	−6
7	−4	+4	32	−3	−3	57	−4	+10	82	+5	−1
8	−1	+4	33	0	+2	58	−1	0	83	+9	+6
9	+5	−3	34	+3	+10	59	−6	+5	84	−5	−7
10	−5	−2	35	−5	+1	60	+2	+4	85	0	+1
11	0	+1	36	+2	+2	61	−3	−2	86	−4	+5
12	+2	+4	37	+3	+1	62	+3	0	87	+2	−1
13	+1	0	38	+2	+2	63	+5	+2	88	+1	+1
14	+6	+2	39	+3	−2	64	0	+2	89	+1	+2
15	+2	+1	40	0	−3	65	+1	+4	90	+4	−1
16	−1	0	41	+4	4	66	+2	+2	91	0	+2
17	+9	+3	42	+1	−4	67	−1	−4	92	+5	+3
18	+6	+5	43	−3	0	68	0	+5	93	+2	+1
19	−6	+3	44	−1	+7	69	+3	−2	94	+6	+2
20	+2	+2	45	+6	+3	70	+7	+6	95	−6	+3
21	+4	0	46	−8	+4	71	0	+2	96	+3	0
22	+4	+3	47	+1	−2	72	−1	0	97	−2	+5
23	+6	−2	48	+4	+5	73	−7	−10	98	−4	−1
24	0	−1	49	+1	+2	74	+1	0	99	−2	0
25	+1	−3	50	+3	+1	75	+2	0	100	+3	−1



Kurve IV.

Aus den Kurven folgt als angenäherte Werte (rechte und linke Seite) für die Normalgabelung bei:

normal	+ 5
black	+ 5,5
white	+ 3
5 ple	+ 2.

Die Nullwerte (symmetrische Verzweigung) sind demnach bei *white* und *quintuple* häufiger als bei den anderen Rassen. Symmetrische Verzweigung fand sich bei:

normal	in	7 %
black	»	$6^1/_2$%
white	»	10 %
5 ple	»	$10^3/_4$%,

so daß also *white* und *quintuple* – soweit bei dem bis jetzt untersuchten geringen Material ein Schluß gezogen werden darf — gegenüber *normal* und *black* ein Sonderverhalten zu zeigen scheinen.

II. Das Nervensystem der Imago.

1. Die Kopfzentren.

Das zentrale Nervensystem der Imago von *Drosophila* hat die für Musciden typische Form. Ohne Rücksicht auf seinen inneren Aufbau zerfällt es in zwei Hauptabschnitte, in das cephale und das thorakale Zentrum. Bekanntlich erfährt die Bauchganglienkette bei den Musciden die vollständigste Reduktion, die wir bei den Insekten kennen (Abb. 13). Äußerlich kann man nur an den aus dem Thorakalzentrum austretenden Nerven erkennen, daß es sich hierbei um die Vereinigung dreier thorakaler Ganglienpaare und um ein sehr reduziertes abdominales Zentrum handelt. Das cephale Zentrum hat von jeher die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt und wird kurz als das »Gehirn« bezeichnet. Es stellt das Verschmelzungsprodukt der Ober- und Unterschlundganglien sowie deren Anhänge, Commissuren und Connective dar. Die Connective zwischen dem cephalen und dem thorakalen Zentrum sind zu einem einheitlichen Strang, dem Cephalothoracalstrang, verschmolzen.

Das Gehirn.

Eine genaue Beschreibung des Muscidengehirns verdanken wir Cuccati (1888) und Lowne (1895). Beide haben die Morphologie und Histologie des Gehirns von *Calliphora* sehr eingehend studiert. Indessen ist die von ihnen gebrauchte Nomenklatur heute durch eine bessere

ersetzt, so daß ich mich bei der Beschreibung des Gehirns von *Drosophila* an die Bezeichnungen von Bretschneider (1914) und Holste (1922) halten möchte, mit gelegentlichem Hinweis auf die der älteren Verfasser.

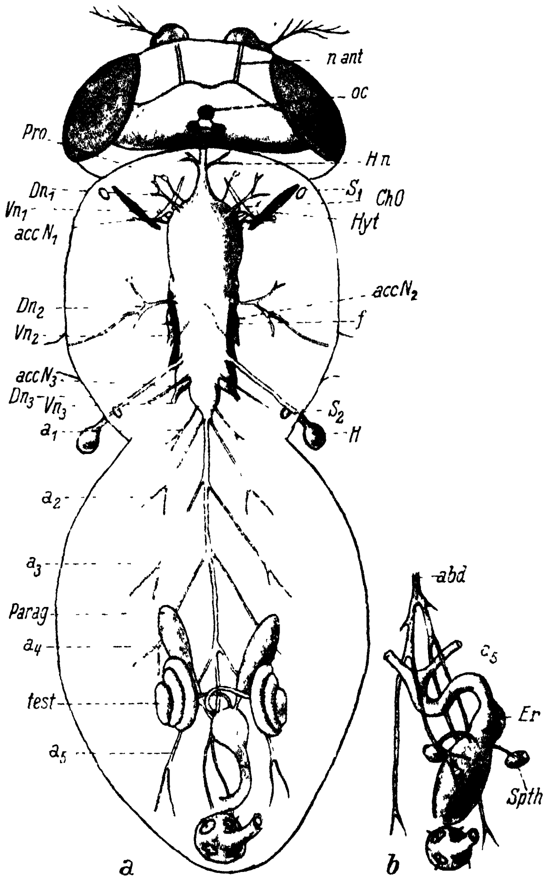


Abb. 13a. Situs des Nervensystems der Imago. a_1—a_5 Abdominalnerven, *acc.N*1—*accN*3 akzessorische Nerven. Dn_1—Dn_3 Dorsalnerven, *ChO* prothorakales Chordotonalorgan, *f* Furca des Mesonotum, *H.n* Halsnerv, *Hyt.* Hypotrema, *n.ant.* Antennennerv, *Parag* Paragonia, *Pro* Prosternalorgan, S_1 und S_2 Stigmen, *test* Testes, Vn_1– Vn_3 Beinnerven, *oc.* Ocellen, *H* Haltere. b) Aufgabelung des Abdominalnervs im weiblichen Geschlecht. a_5 Nerv des 5. Segmentes, *Er* Eileiter, *N* unpaarer Abdominalnerv, *Spth* Receptaculum

Das Muscidengehirn zeichnet sich durch eine weitgehende Verschmelzung der einzelnen Zentren aus, d. h. das Gehirn erfährt dieselbe Konzentration, die wir bei allen nervösen Zentren der Musciden feststellen können. Das Unterschlundganglion bildet mit dem Oberschlundganglion zusammen eine einheitliche Masse, durch die der Oesophagus

in einer kanalförmigen Passage (Schlund[redacted]geht (Abb. 14 und Taf. 4, Abb. 2). Durch das Schlundloch [redacted] zieht neben dem Oesophagus der Visceralnerv und ein pa[redacted]l hindurch. Letzterer erinnert in seinem eigentümlichen Ve[redacted]Musculus tentorio-pharyngealis der Coleopteren, ist jedoc[redacted]n nicht identisch, da er an dem oberen Rand des Hinterhau[redacted]n der Stirn in der Nähe der Antennenwurzeln ansetzt.

Die Connective zwischen Ober- und Unterschlun[redacted]nd derartig massiv, daß sie nur mit Hilfe von Mikrotomschnitt[redacted]

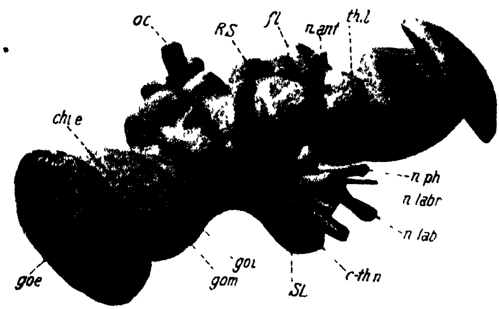


Abb 14. Tonmodell der Fibrillarmassen des Gehirns von unten rechts gesehen. *c.-th n* Cephalothoracal-Nerv, *ch.e.* äußeres Chiasma, *fl* Frontallobus, *goe* äußeres Augenganglion, *goi* inneres Augenganglion, *gom* mittleres Augenganglion, *n.ant.* Antennennerv, *n.lab.* Labialnerv, *n.labr.* akzessorischer Pharyngealnerv, *n.ph.* Pharyngealnerv, *oc* Ocelle, *SL* Schlundloch, *th.l.* Lobus thalamicus, *RS* oberes Ende des rückläufigen Stieles.

erkannt werden können. Außerdem liegen die antennalen und optischen Zentren der eigentlichen cephalen Masse sehr dicht an, und die dazwischen befindlichen Furchen werden durch die äußere Rindenschicht (»Cortex«, Lowne) ausgefüllt. Um von den einzelnen Zentren und den aus ihnen entspringenden Nerven ein Bild zu geben, wurde das in Abb. 14 wiedergegebene Modell hergestellt.

Die supraoesophagealen Zentren des Gehirns.

Wenn wir zu dem supraoesophagealen Teil des Gehirns alle die Zentren rechnen, die oberhalb des Schlundloches und der Connective (»Crura«, Lowne) liegen, so enthält dieser folgende Abschnitte:

1. Das Protocerebrum mit den seitlich anhängenden Augenganglien,
2. das Deutocerebrum,
3. das Tritocerebrum.

Die drei, den Ursegmenten des Insektenkopfes entsprechenden Ganglienpaare sind bei *Drosophila* teils gut ausgebildet, teils reduziert, entsprechend den abgeänderten Kopfanhängen der Musciden.

Das Prot[redacted]hält:
den Zen[redacted]cherkörper CUCCATIS),
die Lo[redacted]cerebrum (Mesocerebrallobi LOWNES mit den Lobi fron[redacted]eriores, Lobi superiores und Lobi externi),
die[redacted]nculata (fungiformia),
d[redacted] (Pars intercerebralis) und angrenzende Gebiete,
[redacted]augenganglien.

Der Zentralkörper (Corpus centrale).

[redacted]ntralkörper ist bei *Drosophila* ziemlich klein, jedoch in seiner [redacted] zu erkennen, besonders durch den Umstand, daß er von zahl[redacted] Neurilemmkernen umgeben ist, die ihn so von den angrenzenden [redacted]massen des Gehirns (Protocerebrum) trennen (Abb. 15d und e). [redacted]gen seiner eigentümlichen Struktur hat ihn CUCCATI mit »Fächer[redacted]örper« bezeichnet. Dieser Name wird in der neueren Literatur kaum noch erwähnt, deutet aber die eigentümliche Struktur dieses zentral gelegenen anscheinend unpaarigen Gebildes des Protocerebrum in treffender Weise an. Der Zentralkörper stellt das wichtigste Kreuzungszentrum des Gehirns dar, d. h. er ist die Durchgangsstelle von Fasern aus fast allen übrigen Abschnitten des Gehirns. Die seitlich aus ihm austretenden Faserbündel belegte LOWNE mit dem Namen »Brachia«. Sie sind auch bei *Drosophila* zu erkennen und enthalten Fasern, die aus den Lobi protocerebrales kommen und an dem basalen Teil des Corpus centrale wieder austreten.

Zu dem Zentralkörper werden noch einige angrenzende Medullarmassen (= Fibrillärmassen) gerechnet, die bis jetzt noch nicht einheitlich bezeichnet wurden. Soweit ich aus der vorliegenden Literatur ersehen konnte, handelt es sich bei allen bis heute bekannten Insektengehirnen um dieselben Gebilde, jedoch haben die Autoren anscheinend durch ungenaue Orientierung der Schnittebenen die einzelnen Teile nicht als homolog zu betrachten gewagt. Es handelt sich hierbei um den »Körper elliptischer Sektion« CUCCATIS, der von LOWNE als »Ellipsoidkörper«, von BERGER (1878) als »ringförmiger Basalteil des Fächerkörpers« beschrieben wurde (Abb. 15d, *c.ell.*), ferner um den »Nodulus« (LOWNE) und um das »kleine ovale schalenartige Gebilde« (HOLSTE) und schließlich um die »Tubercles du Corps central« (VIALLANES und KENYON).

Bei *Drosophila* konnte ich auf Horizontal- und Vertikalschnitten durch das Gehirn folgendes erkennen: Der Zentralkörper hat die Form einer Bohne und ist derart orientiert, daß die konkave Seite (auf Horizontalschnitten) nach vorn liegt und in der unteren Region den Ellipsoid-

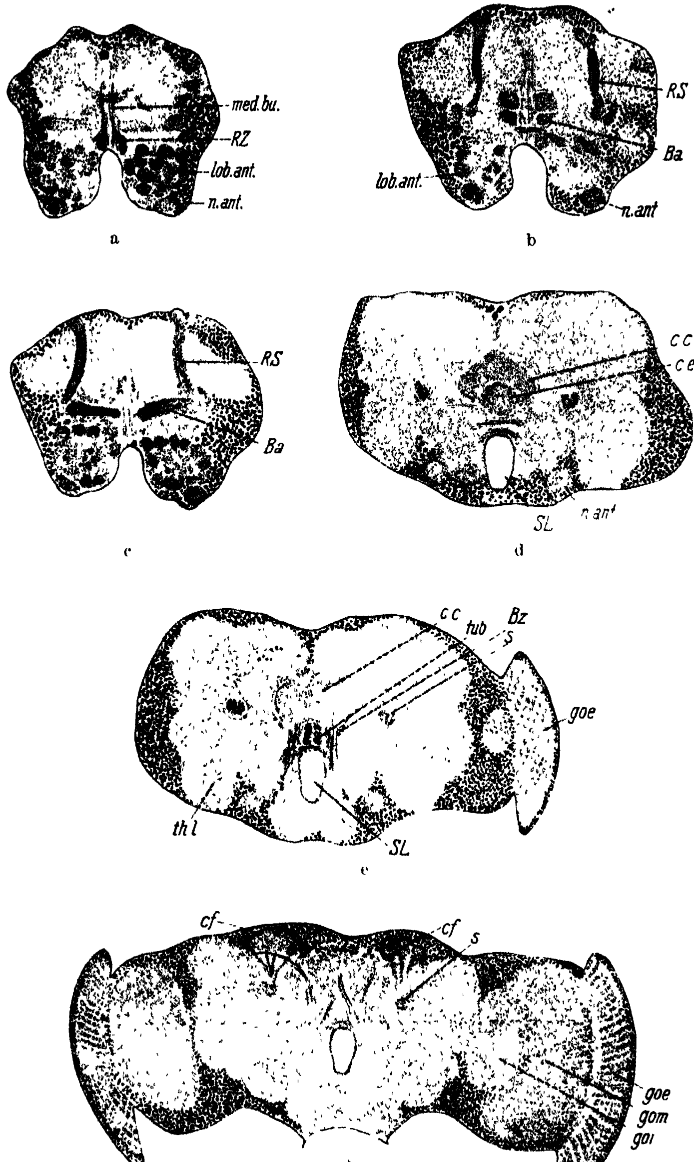


Abb. 15a–f. Vertikalschnitte durch das Gehirn der Imago in der Ebene der rückläufigen Stiele *lob.ant.* Antennenlobus, *n.ant.* Antennennerv, *med bü.* medianes Nervenbündel, *RZ* Riesenzellen, *Ba* Balken, *RS* rückläufiger Stiel, *c ell.* Ellipsoidkörper, *S* Stiel des Corpus pedunculatum, *SL* Schlundloch, *th.l.* Lobus thalamicus, *c.c.* Zentralkorper, *goe*, *gom*, *goi* äußeres, mittleres, inneres Augenganglion, *tub.* Tuberkeln des Zentralkorpers, *BZ* Bindegewebszellen, *cf* Corpus pedunculatum, *b* Brücke.

körper einschließt. Die Fasern, die nach unten und vorn aus dem Zentralkörper austreten, passieren die mittlere Furche zwischen den Anschwellungen des Ellipsoidkörpers und treten dann in den zentralen Teil desselben ein, um sich nach unten in die »Pedunculi des Zentralkörpers« (LOWNE) fortzusetzen. Nach LOWNEs Beschreibung ist vor dem Zentralkörper der »Nodulus« gelegen, den ich bei *Drosophila* nicht finden konnte, der auch bei CUCATTI trotz genauester Beschreibung der einzelnen Hirnabschnitte keine Erwähnung findet.

Direkt unter dem Zentralkörper von *Drosophila* fand ich vier kleine Glomeruli dicht beieinander (Abb. 15d), die von KENYON (1896) bei der Biene zu den »Tubercles of the central body« gerechnet werden. Ein Zusammenhang mit der übrigen Hirnmasse ließ sich nicht feststellen.

Hinter dem Zentralkörper liegt der CUCCATIsche »Gabelkörper«, der bei *Drosophila* nicht in so charakteristischer Weise vorgefunden wurde, wie er von CUCCATI abgebildet wird. Wahrscheinlich versteht CUCCATI unter diesem Gebilde zwei sich vereinigende Bündel von Nervenfortsätzen, die den Ganglienzellen auf der Rückseite des Gehirns entspringen.

Die Protocerebrallobi.

Sie stellen den übrigen Teil des zentralen Gehirns dar und werden deshalb von LOWNE zusammenfassend als Mesocerebrum bezeichnet. Die Hauptmassen liegen seitlich vom Zentralkörper und sind durch starke Commissuren miteinander verbunden. An der Frontalseite des Gehirnes springen zwei kleine Anschwellungen aus der übrigen Medullarmasse hervor, die mit den »Frontal Lobes« (LOWNE) zu identifizieren sind (Abb. 14, *fl*). Außer den Lobi thalamici sind die übrigen Lobi des Protocerebrum bei *Drosophila* nicht zu unterscheiden. Indessen treten auf Horizontalschnitten die Lobi thalamici deutlich in Erscheinung (Abb. 14, *th*). Sie scheinen specifische Gebilde des Muscidengehirns darzustellen. LOWNE zählt sie zu den Bestandteilen seines »Mesocerebrum«, rechnet sie aber wegen ihres inneren Aufbaues zu den Sehzentren. CUCCATI beschrieb die Lobi thalamici nicht näher, er bezeichnete sie auf einer Abbildung mit »Ballmassen B«.

Die Corpora pedunculata (fungiformia).

Die pilzhutförmigen oder gestielten Körper sind bei *Drosophila* längst nicht in so typischer Weise entwickelt, wie sie bei Hymenopteren und Coleopteren gefunden werden. Vor allem treten die »Becher« und »Becherzellen« nicht besonders hervor. Wie BERGER (1878) bereits an Musciden feststellte, bestehen die Pilzhüte aus einfachen

»Marklagern«. Die Becherzellen unterscheiden sich ebensowenig von den angrenzenden Ganglienzellen wie die von *Lepisma* (FLÖGEL 1910). Demnach hat es den Anschein, als ob mit der geringen Ausbildung der Corpora pedunculata eine geringere Differenzierung der Becherzellen Hand in Hand ginge. Auf jeder Seite des Gehirns existiert bei *Drosophila* im Gegensatz zu anderen Insekten nur ein Becher. Jeder Becher setzt sich aus kleinen birnförmigen Fasermassen zusammen (Abb. 15f, *c.f.*). Die Stiele der Becher werden an der Vorderseite des Gehirns durch die Balken (innere Stiele BERGERS) und die rückläufigen Stiele fortgesetzt. Die Balken sind bei *Drosophila* gut zu erkennen. Sie laufen von jeder Hirnseite nach der Mitte und enden unmittelbar vor dem Basalteil des Zentralkörpers (Abb. 15b und c, *Ba*). Die rückläufigen Stiele laufen fast senkrecht nach oben und endigen in kleinen Anschwellungen dicht unter dem Neurilemm (Abb. 14, 15b und c, *RS*).

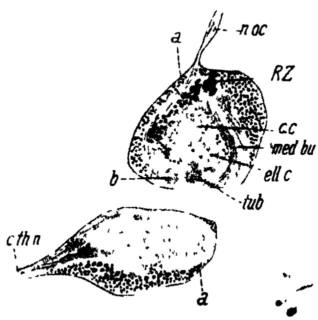


Abb. 15g Medianer Sagittalschnitt durch das Gehirn. *a–a* Schnittrichtung der Schnitte a—f. *n.oc.* Ocellennerv, *c.th n.* Cephalo-thoracalnerv. Weitere Abkürzungen wie in Abb. 15a—f.

Die Hirnbrücke.

Unter diesem Namen versteht HOLSTE das Gebiet der »Hirnbrücke«, einer starken Commissur, die hinter dem Zentralkörper verläuft und Fasern enthält, die die beiden Seiten des Gehirns (besonders die Sehzentren) miteinander verbindet (Abb. 15g). Die von HOLSTE an den Enden der Brücke entdeckten Glomeruli konnte ich bei *Drosophila* nicht finden.

Die Komplexaugenganglien.

Die Komplexaugenganglien des Muscidengehirns sind schon von einer großen Anzahl von Autoren beschrieben worden (BERGER 1878, HICKSON 1885, LOWNE 1895, HEWITT 1914, CAJAL 1915 u. a.). Leider herrscht keine Übereinstimmung in der Bezeichnung der einzelnen Zentren, da fast jeder Verfasser sich einer besonderen Nomenklatur bediente. Die Hauptzentren wurden bald numeriert, bald mit neuen Namen, wie Opticon, Epi- und Periopticon (HICKSON), bald nach ihrer Lage zueinander als äußeres, mittleres und inneres Ganglion bezeichnet. Ich lehne mich in der Beziehung an die neuesten Darstellungen von JOHANNSEN (1924), KRAFKA (1924) und RICHARDS-FURROW (1925) an und nenne die drei Hauptabschnitte des Augentractus:

Ganglion opticum internum,
Ganglion opticum medium,
Ganglion opticum externum.

Das Ganglion opticum internum wird nach Cuccati und Lowne in drei Unterabschnitte eingeteilt: in eine vordere Kapsel oder eiförmiger Körper, in eine mittlere Medullarmasse (inneres Chiasma) und in eine hintere Kapsel (S-förmiger Körper). Von Cajal-Sanchez (1915) wird die vordere Kapsel Lobulo optico, die hintere Kapsel Segmento laminar des lobulo optico genannt. Die innere Beschaffenheit beider Teile sowie die des zwischen ihnen liegenden inneren Chiasma tritt am deutlichsten auf Präparaten hervor, die nach dem Silbernitrat-Verfahren behandelt wurden. In Abb. 17 ist ein solcher Schnitt dargestellt, der parallel zu einem Teil der Fasern des Chiasma verläuft. Die vordere Kapsel steht durch ein starkes Faserbündel (Cuccatisches Bündel, Abb. 16, *CB*), dem eigentlichen Augenstiel, mit der zentralen Hirnmasse in Verbindung. Dieses Bündel enthält Fasern aus dem Protocerebrum, aus der Brücke und aus den Lobi thalamici und ferner die Fasern der eigentlichen Commissur der Sehzentren. Ein großer Teil der Fasern des Cuccatischen Bündels mündet distal nicht in die vordere Kapsel ein, sondern läuft auf deren vorderem Rand entlang, um in den hinteren Teil des Ganglion opticum medium einzutreten.

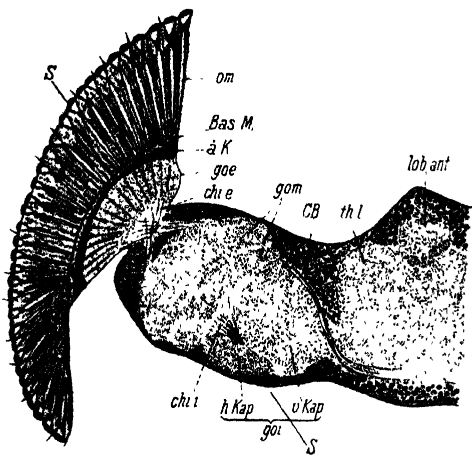


Abb. 16. Horizontalschnitt durch das Auge und den Augentractus. *ä.K* äußere Kornerschicht, *Bas.M.* Basalmembran, *CB* Cuccatisches Bundel, *om.* Ommatidium, *S–S* Schnittrichtung von Abb. 17. Weitere Abkürzungen wie in Abb. 15a–f

Das Ganglion opticum medium oder äußerer geschichteter Körper (Cuccati) besteht aus einzelnen Schichten, die kugelkappenartig übereinander liegen. Diese Schichtung ist auf die Endigung und Verflechtung einzelner Sehfasern zurückzuführen. In Abb. 17 sind fünf »klare« Zonen und vier mehr oder weniger deutlich hervortretende Schichten zu unterscheiden. Aus dem distalen Teil des Ganglion opticum medium treten die Sehfasern in zwei vertikal orientierten Ebenen

aus. Diese laufen aufeinander zu und treffen sich in einer Schnittlinie, dem Chiasma externum. In dem dabei entstehenden keilförmigen Raum zwischen dem eigentlichen Chiasma und dem mittleren Augenganglion liegt das sogenannte keilförmige Ganglion (Ganglion cuneiforme). Jenseits des Chiasma treten die Sehfasern in die Medullarmasse des Ganglion opticum externum ein. Dieses Ganglion ist das »outer ganglion« nach KRAFKA, JOHANNSEN und RICHARDS-FURROW, das Perioptieon nach HICKSON, das erste Augenganglion nach ZAWARZIN (1914), KENYON (1897) und JOHNAS (1911) und schließlich die Retina intermediaria nach CAJAL-SANCHEZ (1915). Es besteht aus folgenden Schichten:

1. Retinabündelschicht (Abb. 17, *FB*) oder Zona fenestrata, die sich aus den langen und kurzen Sehfasern zusammensetzt (Kap. VI, 7). Sie liegt direkt unter der Basalmembran.

2. Äußere Körnerschicht (Zona de los granos del perioptico). Sie enthält die großen monopolaren Zellen, die mit den kurzen Sehfasern in Verbindung stehen, und ferner eine große Menge kleinerer Ganglienzellen.

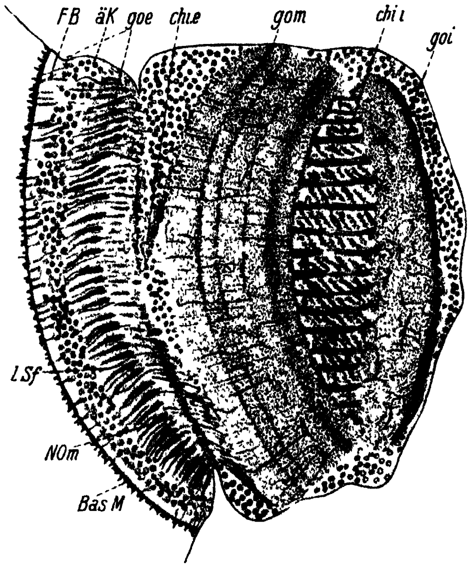


Abb. 17. Schiefer Horizontalschnitt durch den Augentractus. (Farbung nach RAMON Y CAJAL.) *äK* äußere Körnerschicht, *Bas.M.* Basalmembran, *chi.e.* äußeres Chiasma, *chi.i.* inneres Chiasma, *FB* postretinale Faserbündelschicht, *goe* äußeres Augenganglion, *goi* inneres Augenganglion, *gom* mittleres Augenganglion, *l.Sf.* lange Sehfaser, *NOm* Neurommatidium.

3. Die Medullarschicht des äußeren Augenganglions. Sie fällt durch die in einer Kugelfläche angeordneten Stützzellen (Cellulas epiteliales ó sostén) auf, die von BERGER als »Theil der Körperschicht, welcher in das innere der Molekularschicht vorgeschoben scheint«, beschrieben wurden.

Das gestreifte Aussehen der Medullarschicht entsteht durch die regelmäßige Anordnung der »Neurommatidien« (VIALLANES). In jedem Neurommatidium werden bei *Drosophila* sechs Bündel kurzer Sehfasern vereinigt. Die Zahl der Neurommatidien scheint mit der der Ommatidien übereinzustimmen, obwohl die Fasern eines Neurommatidium

nicht aus einem einzigen Ommatidium stammen, wie ich auf geeignet orientierten Schnitten feststellen konnte. Nach außen wird das Ganglion opticum externum von der Basalmembran gegen das Auge (Retina periferica) abgegrenzt (vgl. Kap. VI, 7 und Abb. 16 und 17).

Das Deutocerebrum.

Das Deutocerebrum wird durch die Antennenganglien dargestellt, die frontal auf der Hirnmasse sitzen. Äußerlich treten sie kaum hervor; doch ihre Medullarmasse ist durch zahlreiche Glomeruli (Abb. 15a und b, *lob. ant.*) von der übrigen Gehirnmasse deutlich abgegliedert. Nach vorn entsenden die Antennenganglien in horizontaler Ebene die beiden mächtigen Antennennerven, die sowohl sensible als auch motorische Fasern enthalten. Einige Fasern der Antennenganglien laufen nach den Cruralbündeln, durchdringen diese und vereinigen sich mit den Labialnerven (Glosso-olfactorische Fasern). Die bei der Biene seitlich von den Antennenganglien beschriebenen »parosmatischen Massen« sind bei *Drosophila* nicht zu finden, es sei denn, daß sie in den Lobi thalamici enthalten sind. Die Glomerulenmassen der linken und rechten Hirnseite sind durch eine besondere Commissur verbunden.

Das Tritocerebrum.

Das Tritocerebrum (von Lowne als Metacerebrum bezeichnet) ist bei *Drosophila* wie bei allen Musciden sehr reduziert. Es stellt nichts mehr als eine Commissur an der hinteren Basis des supraoesophagealen Gehirnabschnitts dar. Es wird nach unten direkt vom Neurilemm begrenzt. Besondere Fasern, die nach den Schenkeln (Crura) verlaufen, sowie der bei anderen Insekten hier entspringende Labralnerv, konnten bei *Drosophila* nicht gefunden werden.

Die Ganglienzellen des Gehirns.

In dem von Lowne als Mittelfurche bezeichneten Einschnitt zwischen den Lobi protocerebrales verläuft ein bei *Drosophila* sehr stark ausgeprägtes Faserbündel in vertikaler Richtung (Abb. 15, *med.bü.*). Es wurde von Cuccati als Verschmelzungsprodukt zweier verschiedener Faserzüge dargestellt. An seinem oberen und unteren Ende findet man sehr stark färbbare Riesenzellen (Abb. 15a, *RZ*). Die vier unteren Riesenzellen liegen direkt über dem Oesophaguskanal. Die Zahl der oberen, welche sich unter dem Hirndach zwischen die übrigen Zellen einschieben, beträgt schätzungsweise acht. Nach Cuccatis Darstellung sind dieselben Zellen bei den Orthopteren vorhanden. Außer diesen

Riesenzellen tritt eine Gruppe großer Ganglienzellen zuseiten der Corpora pedunculata auf. Von diesen geht ein Faserbündel aus, das in die mediane Hirnmasse vordringt und in der vorderen Kapsel des Ganglion opticum internum endet. Die übrigen Ganglienzellen, die sich durch ihre Größe und durch das hyaline Plasma ihrer Kerne von den anderen Rindenzellen unterscheiden, liegen meistens am Rande der einzelnen Zentren. Die Zellen der Augenganglien (Noyaux ganglionnaires VIALLANES') unterscheiden sich schon bei schwacher Vergrößerung deutlich von den »eigentlichen« Ganglienzellen (PIETSCHKER 1911). Sie sind kleiner als diese, haben große Kerne im Verhältnis zu ihrer kleinen Plasmamasse und erscheinen bei *Drosophila* in ihrer Gesamtheit als tiefdunkel gefärbte äußere Rindenschicht. PIETSCHKER nennt sie »modifizierte Nervenzellen«. CUCCATI bestätigt diese Befunde durch seine Beobachtungen an *Somomya*, wenn er von den Ganglienzellen schreibt: »Es gibt große und kleine. Die kleinen befinden sich in der Umgebung der geschichteten Körper, die großen sind doppelt so groß wie diese.«. Auf Grund meiner Beobachtungen an *Drosophila* möchte ich die Behauptung aussprechen, daß es sich bei den kleinen Zellen um echte Ganglienzellen handelt, die während der Metamorphose aus den Neuroblasten der Bildungsherde entstehen. Wie uns eine Betrachtung des Gehirns anderer Insekten (z. B. *Forficula*, KÜHNLE 1913) lehrt, gibt es bei allen höher differenzierten Gehirnen (siehe auch BRETSCHNEIDER 1914) verschiedenartige Ganglienzellen. KÜHNLE unterscheidet: 1. normale Ganglienzellen, 2. Zellen der Pilze und äußeren und mittleren Sehmassen (letztere bei *Drosophila* vorhanden), 3. Riesenzellen, die bei *Drosophila* (siehe oben) wie auch bei *Forficula* vereinzelt in der Hirnrinde, meistens aber in der medianen Längsfurche vorkommen, 4. Hinterpilzzellen und Zwischenhirnzellen, die bei *Drosophila* garnicht hervortreten. Unter dem fünften Zelltyp versteht KÜHNLE die »sehr kleinen Zellen, die mit Ausnahme der Chromatinkörner sich nur ganz schwach färben«. Es sind die oben erwähnten, in der Nähe des Zentralkörpers und anderer Fasermassen des Gehirns gelegenen Stützgewebszellen (Neuroglia), die anscheinend in allen Insektengehirnen auftreten. Die Zellen der Komplexaugenganglien sowie ihre Neurite sind von ZAWARZIN (1914) und CAJAL-SANCHEZ (1915) in eingehender Weise mit Hilfe der nicht immer zuverlässigen Silbermethode (siehe ZAWARZIN 1914, S. 194) studiert worden. Zum ZAWARZINschen Zelltyp I gehören die Zellen der äußeren Körnerschicht, solche aus der hinteren und vorderen ganglıösen Rindenschicht. Zelltyp II umfaßt Zellen mit rückläufigen Fortsätzen. Sie befinden sich in der Körnerschicht des

Ganglion opticum medium und in der hinteren Kapsel des Ganglion opticum internum. Zelltyp III oder »Lokalzellen« sind fast in allen Augenganglien anzutreffen: in dem keilförmigen Ganglion, in der Körnerschicht der vorderen Kapsel und in der hinteren gangliösen Rindenschicht.

Die infraoesophagealen Zentren des Gehirns.

Das infraoesophageale Gehirn besteht aus der Verschmelzung dreier primärer Ganglienpaare. Infolge der starken Konzentration der einzelnen Zentren und der Abänderung der Mundwerkzeuge der Musciden tritt die ursprüngliche Dreiteilung nicht mehr deutlich zutage. Sie ist eigentlich nur noch an den drei auf der Unterseite des Gehirns austretenden Nervenpaaren (siehe unten) zu erkennen. Wie ich auf Mikrotom-Schnitten feststellen konnte, sind auch die Medullarmassen des ersten und zweiten Ganglienpaares miteinander verschmolzen. Von den Connectiven konnte ich nur das aus dem hinteren Abschnitt mit doppelter Wurzel (Abb. 15g) austretende Paar feststellen, das in seinem eien Abschnitt den unpaaren Cephalothoracalstrang darstellt.

2. Das thorakale Verbundganglion.

Das thorakale Verbundganglion (Abb. 18) stellt, wie bereits oben angedeutet, das Verschmelzungsprodukt sämtlicher nichtcephaler Ganglien dar, d. h. wir haben in ihm die drei thorakalen und alle abdominalen Ganglienpaare zu suchen. Es erstreckt sich längs der ganzen Ventralseite des Thorax und wird durch die Furca des Mesonotum (Lowne) in seiner Lage fixiert. Die Furca umschließt dabei das Ganglion derart, daß ihre Vertikalleisten es seitlich berühren, während die oben aufsitzenden Plättchen den Ganglienkörper nach unten halten (Abb. 13).

Die äußere Gestalt des thorakalen Verbundganglions ist nur wenig gegliedert. Auf seiner Ventralseite treten jederseits drei halbkugelige Erweiterungen hervor, die den drei thorakalen Beinzentren entsprechen. Am Ende des Verbundganglions befindet sich eine kleinere Anschwellung, die allgemein als »das abdominale Ganglion« bezeichnet wird. Dieses hat weder äußerlich noch innerlich den Charakter eines paarigen Nervenzentrums. Von ihm gehen sämtliche abdominalen Nerven aus.

Der innere Bau des gesamten Verbundganglions ist sehr einfach im Vergleich zu dem des Gehirns. Die Nervenfasern sind nur teilweise regelmäßig angeordnet. Die am deutlichsten hervortretenden Fasern fand ich in der mesothorakalen Region und an den Wurzeln der Bein-

nerven. Unter den Ganglienzellen sind zwei Arten zu unterscheiden: 1. die großen »eigentlichen« Ganglienzellen (siehe oben!) und die kleineren der äußeren Rindenschicht. Das Neurilemm ist einfach.

3. Die Kopf- und Körpernerven.

a) Die Kopfnerven.

Infolge der starken Konzentration der primären Kopfganglien und der Abänderung der Mundwerkzeuge haben auch die Nerven eine gewisse Vereinfachung und Reduktion erfahren.

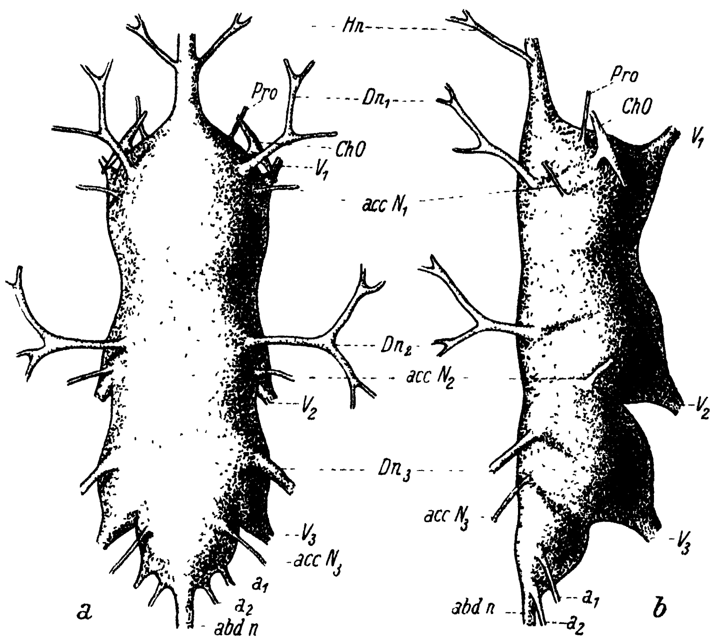


Abb. 18. a) Dorsalansicht des thorakalen Verbundganglions. b) Rechte Lateralansicht des thorakalen Verbundganglions. Abkürzungen wie in Abb. 13.

Wie bereits oben erwähnt wurde, entspringen den Lobi antennales zwei mächtige Nerven (Taf. 4, Abb 2). Sie enthalten die motorischen und sensiblen Fasern der Antennen und den bei anderen Insekten getrennt entspringenden Nervus tegumentalis. An der Hinterseite des Gehirns steigt der unpaare Ocellennerv auf, der nach Bozler (1926) mit den Lobi optici mittels besonderer Glomeruli in Verbindung stehen soll. Er gabelt sich dicht unter den Ocellen in die drei Ocellarnerven auf (Abb. 13, *oc*).

Auf der Unterseite des infraoesophagealen Gehirns tritt auf jeder Seite ein Labialnerv (Hewitt), ein Pharyngealnerv (Lowne,

Hewitt) und ein akzessorischer Pharyngealnerv aus. Der Labialnerv (Maxillarnerv Lownes) läuft an der Hinterwand des Mundkegels entlang (Taf. 4, Abb. 2), entsendet einen Seitennerv nach dem Palpus maxillaris der entsprechenden Kopfseite und gabelt sich schließlich in den Labellen auf, nachdem er noch einen sehr feinen Nerv nach der Labialspeicheldrüse entsendet hat. Die Aufgabelung in den Labellen geschieht auf zweierlei Weise: ein Teil strahlt von einem Punkt kurz über dem äußeren Rand des Labellenkissens aus und schickt kurze Nerven nach den »vielkernigen Ganglien«, durch die die sogenannten Geschmacksborsten innerviert werden (Taf. 4, Abb. 2). Der übrige Teil des Labialnervs erfährt eine ähnliche Aufgabelung. Die feinen Teilnerven sind reihenförmig angeordnet und innervieren die Geschmackspapillen, die sich zwischen den Pseudotracheen bzw. am Distalende derselben befinden.

Der Pharyngealnerv, der nach seinem Ursprung dem Mandibularnerv entspricht, ist gemischt. Er entspringt dem vorderen Abschnitt des infraoesophagealen Gehirns und innerviert größtenteils die Muskulatur des Fulcrum (Musculus dilator pharyngis, Musculus retractor fulcri, Musculus levator labri, Musculus fulcro-maxillaris) und entsendet einen sensiblen Seitennerv nach dem Fulcralorgan (Taf. 4, Abb. 2 und Kap. VI, 5).

Dicht hinter dem Pharyngealnerv entspringt ein weiterer sehr dünner Nerv, der bis jetzt bei den Musciden noch nicht beschrieben wurde. Da die beiden ersten Zentren des infraoesophagealen Gehirns weder äußerlich noch innerlich gegeneinander abgesetzt sind, ist nicht zu entscheiden, ob dieser Nerv einem besonderen primären Ganglion (erstes Maxillarganglion) entspringt oder ob er nur ein Seitenast des Pharyngealnervs ist. Meist verläßt er das Gehirn getrennt von dem Pharyngealnerv, doch habe ich ihn bisweilen ganz dicht zusammen mit diesem die äußere Rindenschicht verlassen sehen. Sein Verlauf ist folgender: zunächst hält er sich ziemlich parallel zu dem Pharyngealnerv, biegt aber, nachdem er an dem sich abwärts wendenden Oesophagus vorbei ist, ebenfalls oralwärts. Dann verläuft er ein großes Stück längs der dorsalen Fulcrumplatte, wobei er kleine Seitennerven nach den sogenannten Reusenhaaren des Fulcrum schickt. Weiter distal tritt er dann in das Labrum (Frey 1921) ein und erfährt auf dem Boden des Labrum eine Endanschwellung, durch die die labralen Sinnesorgane innerviert werden. Ich nenne diesen akzessorischen Nerv vorläufig Ramus labralis nervi pharyngealis.

b) Die Thorakalnerven.

Das erste Nervenpaar entspringt bereits dem cephalothorakalen Nervenstrang und wird dementsprechend als Halsnervenpaar bezeichnet. Beide Nerven innervieren die Muskulatur an der Gelenkhaut des Kopfes (Abb. 18, *Hn*).

Am prothorakalen Abschnitt des Verbundganglions wurden auf jeder Seite folgende Nerven gefunden:

1. Der dorsolateral entspringende Dorsalnerv. Er gabelt sich bald nach seinem Ursprung in zwei gleichgroße Nebenäste auf, die die vordere horizontale und vertikale Brustmuskeln innervieren.

2. Der prothorakale Beinnerv. Er entsendet schon im Thorax verschiedene Nerven nach der thoracocoxalen Muskulatur und tritt dann in das Vorderbein ein (Abb. 18, Vn_1). In der Coxa gibt er zahlreiche Ästchen nach der Muskulatur ab und innerviert im Trochanter eine Sinnesplatte (Taf. 4, Abb. 3). Gleichzeitig mit dem Eintritt in das Femur spaltet sich vom Hauptnerv ein starker Seitenast ab, der die beiden femoralen Chordotonalorgane innerviert. Der übrige Nerv ist bis in das letzte Tarsalglied zu verfolgen.

3. Der akzessorische Nerv ($acc.N_1$). Er kehrt in jedem Thorakalganglion wieder und entspricht in gewisser Weise dem von HOLSTE bei *Dytiscus* beschriebenen Hüftnerv. Er innerviert kleine Muskeln des Prothorax und endigt in der Nähe des vorderen Stigma.

4. Der Prosternalnerv (Abb. 18, *Pro*). Er ist ein verhältnismäßig kurzer und dünner Nerv und innerviert nur das Prosternalorgan (vgl. Kap. VI).

5. Der Chordotonalnerv. Er ist der kürzeste aller Thorakalnerven und tritt als sehr starkes Nervenbündel sofort nach seinem Austritt aus dem Ganglion in das prothorakale Chordotonalorgan ein (Abb. 18, *ChO*).

Die Nerven des mesothorakalen Abschnittes des Verbundganglions sind nur in Dreizahl vorhanden. Es ist auf jeder Seite: ein Dorsalnerv, ein akzessorischer Nerv und ein mesothorakaler Beinnerv.

1. Der Dorsalnerv entspringt wie der prothorakale Dorsalnerv dorsolateral und erstreckt sich in vertikaler Richtung zwischen den horizontalen und vertikalen Brustmuskeln. Seine Seitenäste innervieren größtenteils die Horizontalmuskulatur. Dabei verzweigt sich der Hauptstamm in vertico-longitudinaler Ebene arborescent und schickt kleine Nerven zwischen die einzelnen Muskellagen. Ein seitlich abzweigender Ast verläuft nach den Flügeladern und innerviert die pteralen Sinnesorgane (Kap. VI, Taf. 4, Abb. 4).

2. Der akzessorische Nerv (*acc.N*$_2$) entspricht in seiner Größe und in seinem Verlauf dem akzessorischen Nerv des Prothorax.

3. Für den mesothorakalen Beinnerv (*Vn*$_2$) gilt dasselbe, was von dem prothorakalen Beinnerv gesagt wurde. Er tritt schräg nach hinten aus dem mesothorakalen Beinzentrum heraus.

Am metathorakalen Verbundganglion sind folgende Nerven gefunden worden:

1. Der metathorakale Dorsalnerv (*Dn*$_3$), der dem Halterenganglion (Lowne) entspringt und nur die Halteren innerviert. Er ist der stärkste Brustnerv.

2. Der metathorakale Beinnerv (*Vn*$_3$).

3. Der akzessorische Nerv. Er entspringt an der Grenze zwischen dem metathorakalen und abdominalen Zentrum und endigt in der Nähe der hinteren Atemöffnung.

c) Die Abdominalnerven.

Dem abdominalen Ganglienkomplex (Abb. 13 und 18, *g.abd*) entspringen fünf Paare abdominaler Nerven. Zwei davon gehen direkt am Ganglion ab, die übrigen sind zu einem unpaaren Abdominalstrang vereinigt. Nachdem sich das Nervenpaar des 5. Abdominalsegmentes abgezweigt hat, läuft im männlichen Geschlechts der unpaare Strang analwärts weiter, wird von den Vasa deferentia umschlungen und gabelt sich in zwei gleichstarke Äste auf. Letzere innervieren die Penis- und Analmuskeln sowie die Borsten der Analplatte. Im weiblichen Geschlecht beginnt die letzte Aufgabelung des unpaares Stranges schon vor der Abzweigung des vierten abdominalen Nervenpaares. Die Nerven des 5. Segmentes laufen unterhalb der Eileiter, die übrigen oberhalb derselben und endigen auf der Legeröhre und in der Nähe des Anus (Abb. 13).

4. Das viscerale Nervensystem der Imago.

Das viscerale Nervensystem der Imago ist wie das der Larve nur schwach ausgebildet. Sein Zentrum wird durch das Ventricularganglion dargestellt, das im Winkel zwischen dem Proventrikel und dem einmündenden Oesophagus liegt. Die von dem Ventricularganglion ausgehenden Nerven innervieren die Epithelien des Proventrikels und des Chylusdarmes. Ein starker Nerv verläuft nach dem Kropf. Besondere Zentren des Rückengefäßes konnten nicht nachgewiesen werden, wahrscheinlich wird es von dem Proventricularganglion direkt innerviert. Lowne konnte ebenfalls kein Ganglion des Rückengefäßes von *Calliphora* nachweisen. Oralwärts entsendet das Ventricularganglion den

unpaaren Visceralnerv, der in seinem Verlauf auf der Dorsalseite des Oesophagus kurze Nerven nach dem Oesophagusepithel abgibt. Nachdem er das Schlundloch passiert hat, dringt er bis an die Einmündungsstelle des Oesophagus in das Fulcrum vor und gabelt sich dort in feine Nebenästchen auf. Auch hier ist wie bei der Larve kein Frontalganglion nachzuweisen, eine Tatsache, auf die schon Lowne bei *Calliphora* hinwies (Lowne I, p. 228).

Die medianen und lateralen Ganglien des visceralen Nervensystems glaubte Lowne in fünf kleinen Zellen zu entdecken. Diese Zellen sind sowohl bei der Larve als auch bei der Imago von *Drosophila* vorhanden. Sie liegen vor dem Proventrikel oberhalb des Oesophagus und haben keinen Zusammenhang mit dem übrigen Nervensystem. Sehr wahrscheinlich stellen sie die bis heute in ihrer Funktion noch fraglichen Zellen dar, die Weismann (1864) als Guirlandenzellen (Taf. 4, Abb. 1, *G*) bei der Larve der Stubenfliege beschrieb.

5. Die Variabilität gewisser Nervengabelungen im Thorax der Imago.

Um die Variabilität der Nervengabelungen der Imago festzustellen, wurde eine Reihe von Versuchen gemacht. Eine Lösung der Frage durch Präparation erwies sich als unmöglich. Schließlich ist es mir je-

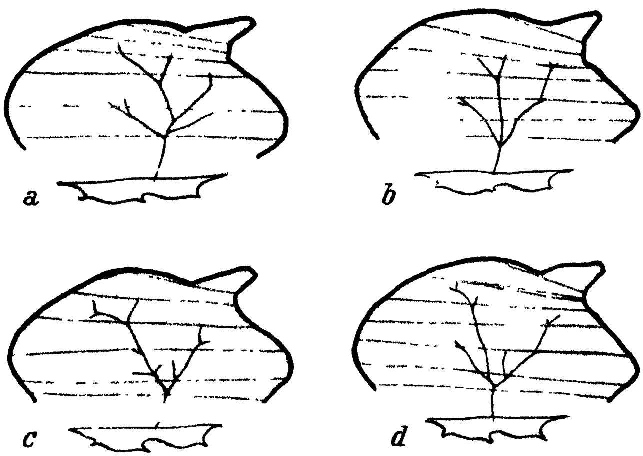


Abb. 19. Aufgabelung des linken mesothorakalen Dorsalnervs.

doch gelungen, mittels der oben beschriebenen Collodiummethode eine Variabilität des mesothorakalen Dorsalnervs festzustellen. Die Untersuchungsmethode dabei war folgende: Die Imagines wurden in Collodium eingebettet. Darauf wurde ein Rasiermesserschnitt genau

median in sagittaler Richtung durch den Thorax geführt. Beide Schnitthälften wurden aus dem Collodium gelöst und gefärbt. Bei diesem Verfahren konnte natürlich nur die Verästelung in vertico-longitudinaler

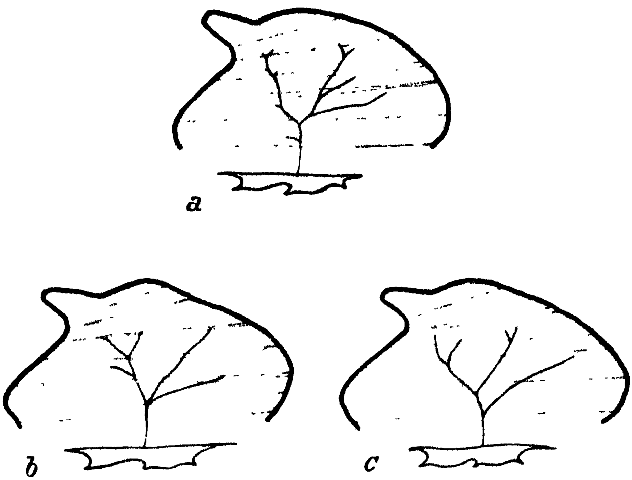


Abb. 20. Aufgabelung des rechten metathorakalen Dorsalnervs.

Richtung untersucht werden. Leider waren die Schnitte nicht immer in der gewünschten Richtung zu führen. Trotzdem ließ sich ein Normaltypus (Abb. 19a, 20c) der Verzweigung konstatieren, von dem eine Reihe von Abweichern beobachtet wurde. Die Ergebnisse sind in Abb. 19 und 20 dargestellt.

III. Die Chordotonalorgane der Larve.

Obwohl über die Chordotonalorgane der Insekten bereits eine umfangreiche Literatur besteht, gibt es fast keine Angaben über ihr Vorkommen bei den cyclorhaphen Dipterenlarven. Nur Viallanes (1882) beschrieb bei Musca ein als tetrascolopales Chordotonalorgan zu deutendes Organ, und Lee (1884) hat bei Larven zweier Musciden Chordotonalorgane gefunden (Eggers 1928, S. 38). Infolge der großen Durchsichtigkeit der Larve von *Drosophila* ist es möglich gewesen, am lebenden Tier sämtliche bei dieser Art vorhandenen Chordotonalorgane festzustellen. Es zeigte sich, daß sie in einer erstaunlich großen Anzahl über den ganzen Körper, der mit ihnen förmlich gespickt erscheint, verbreitet sind. Außerdem konnten Beobachtungen über die Funktion der Chordotonalorgane gemacht werden.

1. Der Bau der Chordotonalorgane.

Die Bestandteile eines »truncalen Scolopidium« (EGGERS 1923) sind: die Sinneszelle mit dem Nervenendkörper (Stiftchen), die Hüllzellen und das Ligament (Abb. 21). Die distale Hüllzelle heißt auch Deckzelle. Sie ist sehr wahrscheinlich eine modifizierte Hypodermiszelle und reicht bis an den Stiftkörper, der außer von ihr noch von einer weiteren Hüllzelle, der eigentlichen Hüllzelle, umschlossen wird. Die Kerne beider Zellen sind immer gut zu erkennen. Die Deckzelle ist an der Hypodermis befestigt und bildet das sogenannte Distalligament. An ihrer Insertionsstelle ist sie am breitesten und hat bisweilen eine faserige Struktur. Die Sinneszelle ist vom Bau einer bipolaren Nervenzelle. Ihr distaler Fortsatz (Achsenfaden) ist bis in die Spitze des Stiftchens zu verfolgen, wo er in einem kleinen (bei *Drosophila* nur selten zu erkennenden) Köpfchen endet. In ihrer Mitte erfährt die Sinneszelle eine mehr oder weniger starke Aussackung; es ist die Stelle, an der der Kern liegt. Proximal von dem Stiftchen findet man bei *Drosophila* häufig eine vakuolenartige Auftreibung des Scolopidium (Abb. 21 i). Es ist möglich, daß diese Erscheinung in Beziehung steht zu der Vakuole, die an tympanalen und durch HESS (1917) an truncalen Chordotonalorganen beschrieben wurde. Ob diese Vakuole jedoch mit dem Lumen des Stiftchens kommuniziert, konnte nicht nachgewiesen werden. Sicherlich scheint es sich hierbei um einen flüssigkeitführenden Hohlraum zu handeln, dessen Füllung mit dem Spannungszustand des Chordotonalorganes nicht korrespondiert, denn oft ist innerhalb eines Scoloparium (Verband mehrerer Stiftchen, EGGERS 1923) nur eine einzige gefüllte Vakuole zu entdecken (Abb. 21 b, e).

Wie aus einer Abbildung von GRABER (1882) hervorgeht, befinden sich neben den eigentlichen knopfförmig angeschwollenen Sinneszellen eines polyscolopalen Chordotonalorgans von *Tanypus* besondere gestielte Nebensinneszellen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese auch bei *Drosophila* vorkommenden Sinneszellen nicht zu dem chordotonalen Sinnesapparat gehören, sondern Hautsinnesorgane versorgen, die durch denselben Nervenstrang innerviert werden.

Von jeher ist ein charakteristischer Knick bei den truncalen Chordotonalorganen (*Dytiscus*- und *Corethra*-Larve) beschrieben worden, und auch EGGERS (Zool. Bausteine 1928) schreibt S. 20: »An der meist äußerlich als Verdickung kenntlichen Stelle, wo die Kerne der Sinneszellen liegen, macht das Organ einen Knick, und das eigentliche Scoloparium zieht nunmehr ziemlich parallel dem Integument entlang, um sich nahe dem Vorderrande oder Hinterrande des jeweiligen Segmentes anzuheften.

Der Knick wird durch den Zug des Ligamentes hervorgerufen, das von der erwähnten Verdickung des Organes nach der entgegengesetzten Richtung zieht, die das Scoloparium innehat.« Bei ungestörter Lage

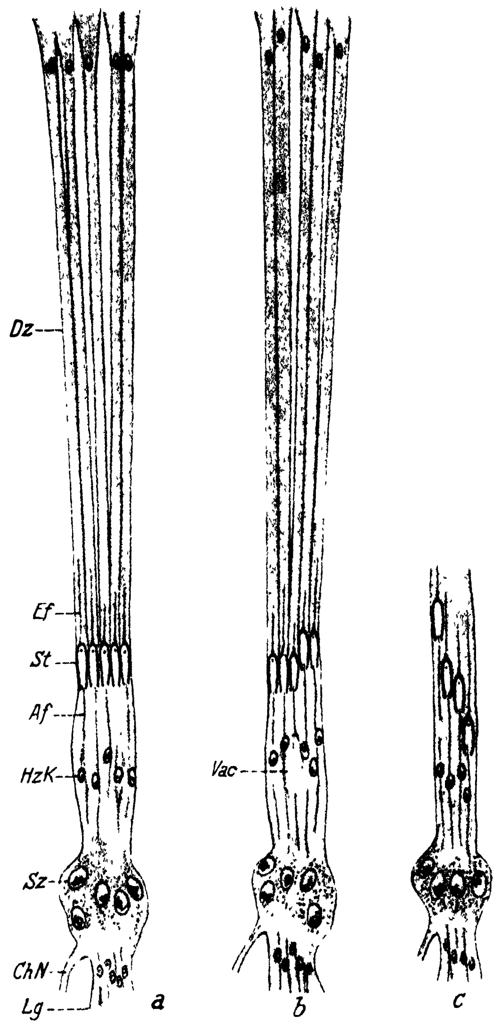


Abb. 21 a—c a) Pentascolopales Chordotonalorgan. *Af* Achsenfaden, *ChN* Chordotonalnerv, *Dz* Deckzelle, *Ef* Endfaden, *St* Stiftchen, *HzK* Hüllzelle, *Lg* Ligament, *Sz* Sinneszelle. b) Pentascolopales Chordotonalorgan mit teilweise verlagerten Stiftchen. *Vac* Vakuole. c) Großes abdominales Chordotonalorgan mit nur vier gegeneinander verlagerten Stiftchen.

konnte indessen bei *Drosophila* niemals ein solcher Knick konstatiert werden. Dagegen konnte er an allen Stellen des Scoloparium auftreten, wenn dieses einen Muskel kreuzte. Dann wurde er aber durch

den Muskel bzw. durch den Druck von außen (Deckglas) verursacht (Abb. 23a). An der bekannten Abbildung GRABERS von *Corethra plumicornis* (rechte Seite des 8. Rumpfsegmentes) scheint der Knick auch durch den dort befindlichen Muskel hervorgerufen zu sein. In der

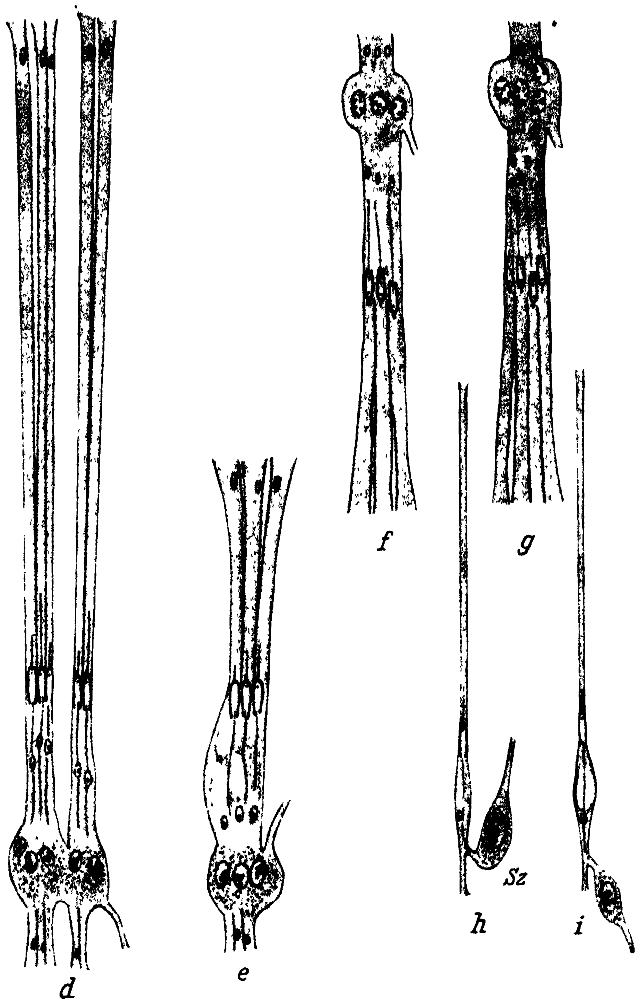


Abb. 21d—i. d) Aufgespaltetes pentascolopales Chordotonalorgan. e) Triscolopales Chordotonalorgan. f) Normales triscolopales Chordotonalorgan (Orales Organ des ersten Thorakalsegments). g) Dasselbe wie Abb. 21f Tetrascolopal. h) und i) Monoscolopale Sinnesorgane.

Abbildung GRABERS von *Tabanus* (*autumnalis*?) ist dagegen an keinem Organ ein Knick gezeichnet. Durch eigene Nachprüfung an *Corethra* konnte ich feststellen, daß der Knick bei normaler Lage des Chordo-

tonalorgans tatsächlich nicht existiert. Bezüglich des erwähnten Zuges durch das Ligament sei noch hervorgehoben, daß ein derartiger Zug innerhalb des Chordotonalorgans durchaus unseren Anschauungen über die Funktion der Chordotonalorgane widerspricht. Sämtliche Chordotonalorgane erstrecken sich vielmehr in gerader Richtung zwischen ihren beiden Insertionspunkten. Daß auch durch den Chordotonalnerv kein Zug auf das Organ ausgeübt werden kann, ist am deutlichsten an den großen pentascolopalen Chordotonalorganen in vivo zu beobachten. Man sieht hier den Chordotonalnerv von dem Segmentnerv abgabeln und in leichtem Bogen um einen Lateralmuskel herumgreifen, um dann an dem Chordotonalorgan zu inserieren (Abb. 12). In der schematischen Darstellung des amphinematischen Scolopalorgans gibt Eggers (Zool. Bausteine 1928, S. 6, Fig. 3) einen deutlichen Knick an, der ebenfalls auf einer Fehlbeobachtung beruhen dürfte.

2. Die Lage der Chordotonalorgane.

Bei der *Drosophila*-Larve kommen Chordotonalorgane in sämtlichen Segmenten vor. Die Organe der thorakalen und abdominalen Segmente haben eine dizygische Anordnung (Graber 1882) (d. h. in einem Segment kommen bezüglich ihrer Stiftzahl zweierlei Chordotonalorgane vor), und zwar findet man monoscolopale und tri- bzw. pentascolopale (ein,- drei- bzw. fünfstiftige) Organe nebeneinander. Abgesehen von der Stiftzahl sind die Chordotonalorgane in der Regel symmetrisch auf beiden Seiten der Segmente angeordnet (Abb. 22). Eine vollkommen metamere Dizygie besteht in den Abdominalsegmenten 1 bis 7. Das letzte Abdominalsegment weist infolge seiner abweichenden inneren Beschaffenheit und wegen seiner Anhänge eine besondere Anordnung der Chordotonalorgane auf. Ebenso sind die Chordotonalorgane in den thorakalen Segmenten und im Kopfsegment (1. Körpersegment) in einer für diese Segmente charakteristischen Weise angeordnet.

a) Das Kopfsegment.

Auf der Ventralseite des Kopfsegmentes liegen zwei Paare monoscolopaler Chordotonalorgane (Taf. 9, Abb. 1). Beide verlaufen in der Längsrichtung des Körpers. Die Scolopidien des mehr median gelegenen Paares werden durch einen der letzten Seitenäste des Unterschlundgangliennervs der entsprechenden Körperseite innerviert. Ihre Stiftchen sind oralwärts gerichtet. Das andere Paar läuft parallel zu den Rückziehmuskeln der Mundhaken, wird aber von vorn innerviert. Dementsprechend weisen die Stiftköpfchen nach hinten. Nahezu senkrecht

zu den letztgenannten Organen erstreckt sich auf jeder Körperseite je ein weiteres monoscolopales Chordotonalorgan. Es inseriert mit seinem Distalligament in der Nähe der Mundhaken, mit seinem proximalen Ende in der Höhe des dritten Hakenkranzes der Orallobi (Taf. 4, Abb. 1).

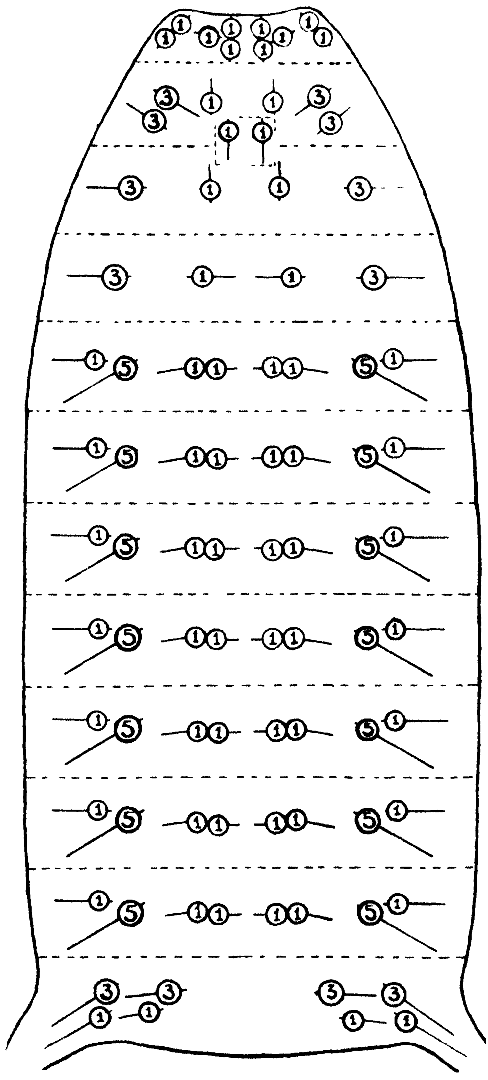


Abb 22 Schematische Übersicht uber die Verteilung der Chordotonalorgane der Larve. Die Larve ist längs der dorsalen Mittellinie aufgeschnitten und autgeklappt. Die Zahlen deuten die Anzahl der Stifte an.

Den kompliziertesten Verlauf haben zwei auf jeder Seite zwischen den Ganglien des Antennomaxillarkomplexes vorkommende Chordotonalorgane. Sie haben nur ein Drittel der Größe eines normalen monoscolopalen Organs und inserieren mit ihren proximalen und distalen Enden am Integument. KEILIN (1927) hat bereits das auf jeder Seite am Antennalganglion liegende Organ beschrieben, hielt es jedoch für ein einfach inserierendes (mononematisches) Organ. Nach meiner Beobachtung liegt die proximale Insertionsstelle hinten über dem sogenannten Antennomaxillarganglion (siehe Kap. V, 1). Das Chordotonalorgan selbst läuft unter diesem Ganglion hindurch, verläuft dicht an dem vorderen Teil des Antennalganglions und inseriert mit seinem distalen Ende dicht an dem antennalen Endorgan (Abb. 32a). Das zweite Chordotonalorgan inseriert proximal in der Nähe des soeben beschriebenen und

dringt zwischen dem akzessorischen Nerv (Abb. 32a, *accN*) und dem Maxillarganglion hindurch, durchdringt letzteres und inseriert mit seinem distalen Ligament am Integument unterhalb der maxillaren Sinnesplatte (Abb. 32a, *ChOm*). Ein weiteres monoscolopales Chordotonalorgan, das eigentlich zu den Kopforganen zu rechnen ist, ist zwischen der oberen und unteren Seitenplatte des Cephalopharyngealskelets ausgespannt. Es ist seiner Lage nach vielleicht eines der interessantesten der atympanalen Chordotonalorgane (Taf. 4, Abb. 1, *ChOc*).

b) Die Thorakalsegmente.

Im 1. Thorakalsegment liegen auf jeder Seite zwei triscolopale Chordotonalorgane. Sie unterscheiden sich nicht nur in der Art der Innerveriung (Taf. 4, Abb. 1, Kap. I, 2), sondern auch in der Richtung ihrer Stifte. Die proximale Insertionsstelle des mehr oral und dorsal gelegenen Scoloparium liegt dorsal zum distalen Insertionspunkt. Bei dem anderen lateral und weiter nach hinten gelegenen Scoloparium liegen die Insertionsstellen umgekehrt zueinander. Die Stiftchen des vorderen Scoloparium haben eine für dieses Organ charakteristische Lage zueinander. Man findet immer den am weitesten aboral gelegenen Stift proximal gegen die anderen Stifte verschoben. Selbst in den Fällen, in denen eine Vierzahl der Stifte an diesem Organ beobachtet wurde, war der besagte Stift in seiner normalen Lage zu finden, während der hinzukommend vierte Stift wieder die Höhe der anderen erreichte (Abb. 21 g).

Ventral erstreckt sich auf jeder Seite des 1. Thoracalsegmentes ein monoscolopales Chordotonalorgan in der Längsrichtung des Körpers. Ein solches findet sich in derselben Anordnung auch im 2. Thorakalsegment; jedoch im 3. Thorakalsegment erstreckt sich das entsprechende Organ transversal (Abb. 22). Die triscolopalen Scoloparien des 2. und 3. Thoracalsegmentes stimmen in ihrer Lage und in der Richtung ihrer Stiftchen mit dem oralen Scoloparium des 1. thorakalen Segmentes überein. Ihre Stiftchen liegen im Normalfall alle auf einer Höhe.

c) Die Abdominalsegmente.

Die Anordnung der Chordotonalorgane im 1.—7. Abdominalsegment ist, wie oben bereits erwähnt wurde, metamer (Abb. 22). Auf jeder Seite eines Abdominalsegmentes liegt dorsal ein transversal ausgespanntes monoscolopales Chordotonalorgan, lateral erstreckt sich ein großes pentascolopales Chordotonalorgan von seinem ventrooral gelegenen proximalen Insertionspunkt nach seinem dorsoaboralen distalen Insertionspunkt (Abb. 21 und 22). Auf der Ventralseite der genannten Abdominalsegmente liegen rechts und links je zwei weitere mono-

scolopale Organe in einem stumpfen Winkel zueinander. Sie werden von einem gemeinsamen Nerv innerviert (Taf. 4, Abb. 1 und Textabb. 12).

Das letzte Abdominalsegment (Analsegment) weist mono- und triscolopale Chordotonalorgane auf. Zwei Paare triscolopaler Organe verlaufen nahezu longitudinal. Das eine, das eigentliche laterale Chordotonalorgan des Analsegmentes, inseriert distal in der Nähe der Sinneshügel (Taf. 4, Abb. 1) und wird von einem monoscolopalen Chordotonalorgan begleitet. Das andere Paar reicht mit seinem Distalligament in das basale Segment der Stigmenhörnchen hinein und wird ebenfalls von je einem monoscolopalen Chordotonalorgan begleitet.

Wie aus dieser Beschreibung hervorgeht (vgl. auch Abb. 22), ist der Körper der *Drosophila*-Larve übersät mit primitiven Chordotonalorganen. Es sind im ganzen 90 Organe (26 Scoloparien, davon 14 pentascolopal, 12 triscolopal, und 64 selbständige Scolopidien), die insgesamt nicht weniger als 170 Stiftchen enthalten.

3. Die Beziehung der Chordotonalorgane zur Muskulatur.

Wie bereits oben gesagt wurde, sind alle truncalen Chordotonalorgane der *Drosophila*-Larve amphinematisch, d. h. sie sind mit beiden Enden an der Hypodermis befestigt. Außer den Chordotonalorganen des Antennomaxillarkomplexes erstrecken sie sich zwischen dem Integument und der Muskulatur, die in ihrer Gesamtheit nahezu einen einheitlichen Muskelschlauch auf der Innenseite der Hypodermis bildet (Abb. 1 und 12).

Nun verlaufen die meisten abdominalen und thorakalen Chordotonalorgane transversal, d. h. sie durchqueren die annähernd zylindrische Leibeshöhle wie geometrische Sehnen, während die geraden und schiefen Längsmuskeln der Körperwand ziemlich dicht anliegen. Das Chordotonalorgan muß also durch die Muskeln berührt und abgeknickt werden. Um diese Überkreuzung darzustellen, sind in einer schematischen Darstellung (Abb. 23b) die Muskeln und Chordotonalorgane eines Abdominalsegmentes in eine senkrecht zur Längsachse des Tieres gedachte Ebene projiziert. Dabei erscheinen die Längsmuskeln im Querschnitt und die Chordotonalorgane etwas verkürzt. Nimmt man nun an, daß die Chordotonalorgane gespannt sind, so müssen die Muskeln an der Überkreuzungsstelle eingeknickt werden; sind dagegen die Muskeln angespannt, so werden die Chordotonalorgane an den Stellen abgeknickt sein, an denen sie die Muskeln kreuzen. In der Abb. 23b ist der erste Fall angenommen. Das Abknicken des Chordotonalorganes bzw. der Muskeln kann man noch stärker hervorrufen, wenn man die Larve fest zwischen Objektträger und Deckglas einklemmt (Abb. 23a).

Sehr wahrscheinlich ist die oben beschriebene falsche Darstellung der truncalen Chordotonalorgane auf einen solchen Druck zurückzuführen.

Die schematische Darstellung (Abb. 23b) ist nun nicht direkt nach Beobachtungen, sondern nach einer Art Rekonstruktion hergestellt (durch Messung der Länge des Chordotonalorgans, der Entfernung der Insertionspunkte und des Durchmessers des Larvenkörpers). Jedenfalls geht aus ihr hervor, daß die Spannung der Chordotonalorgane von dem Kontraktionszustand der Muskulatur nicht unbeeinflußt bleibt. Indirekten Einfluß können außer den Längsmuskeln auch die Quermuskeln (Abb. 12. *lm*) auf die Spannung der Chordotonalorgane ausüben insofern, als sie durch ihre Kontraktion den Durchmesser des Körpers verringern und damit die Insertionspunkte der Chordotonalorgane um einen gewissen Betrag einander nähern können.

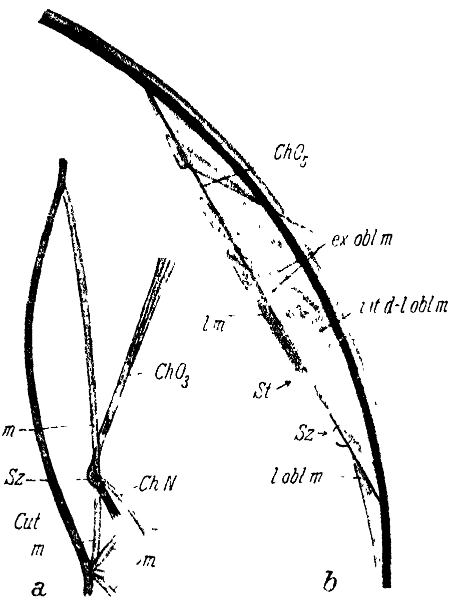


Abb. 23a. Abknickung eines Chordotonalorgans durch einen Muskel. ChO_3 Chordotonalorgan, *Ch.N* Chordotonalnerv, *Cut* Cuticula, *m* Muskel, *Sz* Sinneszellen. b. Projektion eines pentascolopalen Chordotonalorganes und der Muskeln eines Abdominalsegmentes in eine Transversalebene, *ex obl.m* schiefer äußerer Muskel, *int d.-l. obl. m* innerer Dorso-lat.-Muskel, *l m.* Lateralmuskel, *l.obl.m.* schiefer Lateralmuskel, *Sz* Sinneszellen

Die Grabersche Hypothese von dem konstanten Abstand der Insertionspunkte ist mehrfach in der Literatur bestritten und schließlich widerlegt worden (Radl 1905). Auch an der *Drosophila*-Larve kann man sich von der gegenteiligen Tatsache überzeugen, wenn man das Tier zwingt, eine starke Kontraktion der Längsmuskeln auszuführen. Hierbei werden nämlich nicht nur die Intersegmentalhäute, sondern auch die eigentlichen Segmente zusammengefaltet, wobei die Insertionspunkte der längs und schief verlaufenden Chordotonalorgane einander genähert werden.

Aus diesem Tatbestand folgt nun ohne weiteres, daß die Chordotonalorgane keinesfalls für eine Gehörfunktion in Frage kommen können, denn durch die Bewegungen des Tieres treten zugleich entsprechende Spannungen bzw. Entspannungen der Chordotonalorgane ein. Zur Schallreception ist aber eine ungestörte gleichmäßige Spannung notwendig.

Folglich haben wir in den truncalen Chordotonalorganen lediglich Organe des inneren Tastsinnes (Muskelsinn, Radl 1905) zu erblicken.

Auf Grund dieser Betrachtung wäre eine funktionelle Bedeutung des gesamten chordotonalen Sinnesapparates dahin möglich, daß er eine Vorrichtung darstellt, durch die eine geordnete Bewegung, d. h. ein gleichmäßiges Aufeinanderfolgen der Muskelkontraktionen in den einzelnen Segmenten bei der Fortbewegung zustande kommt. Dies dürfte dann aber nicht die alleinige Funktion der Chordotonalorgane sein, denn wie bereits gesagt, muß ein äußerer und innerer Druck auf die Körperwand ebenfalls durch die Chordotonalorgane registriert werden. Bekanntlich können die Fliegenmaden durch die engsten Spalten ihren Körper hindurchpressen. Der dabei entstehende äußere und innere Druck muß sich notwendig auf die Spannung der Chordotonalorgane auswirken. Derselbe Druck muß vor und während der Häutung auf die Chordotonalorgane wirken.

4. Die Variabilität der Chordotonalorgane.

Die truncalen Chordotonalorgane variieren in der Lagerung ihrer Stifte zueinander und in der Anzahl der Stifte (Abb. 21a, b, c, f, g).

Was die Lagerung anbetrifft, so kann man sich leicht überzeugen, daß der Verband der Scolopidien innerhalb eines Scoloparium kein einheitlich fester ist. Die pentascolopalen Organe sind oft in zwei einzelne Organe gespalten, von denen das eine zwei, das andere drei Stifte enthält und die dann nur in der Region der Sinneszellen untereinander verbunden sind (Abb. 21d). Die Stiftchen der polyscolopalen Organe liegen meistens in einer Reihe nebeneinander, doch trifft man bisweilen auch solche Verbande, in denen sie ziemlich weit gegeneinander verschobon sind. Diese Tatsache spricht ebenfalls dafür, daß die Scolopidien zwar ihrem Bau nach gleichmäßig sind, daß sie jedoch in dem Verband eines Scoloparium kein einheitliches Gefüge darzustellen brauchen.

Betreffs der Variabilität der Anzahl wurde ein größeres Material untersucht. Es ergab sich, daß die »monoscolopalen« Chordotonalorgane auch als zweistiftige auftreten können, daß die »triscolopalen« des Thorax und des letzten Abdominalsegmentes bisweilen zwei- oder vierstiftig (Bi- bzw. Tetrascolopalität) sind, und ferner, daß die »pentascolopalen« auch als sechs- oder siebenstiftige (Hexa- bzw. Heptascolopalität) auftreten. Jedoch ist die Zweizahl bei den triscolopalen und die Siebenzahl bei den pentascolopalen Organen sehr selten. Zunächst wurde ein Material von 1000 Larven der wilden Form auf Sechszahl der Stifte in den abdominalen Chordotonalorganen untersucht. Es zeigte sich, daß diese meistens einseitig in einem, zwei oder drei Segmenten auftrat.

Protokoll V. Auftreten von sechs Stiften in den pentascolopalen Chordo-

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	.	.	.	.	?	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	9 R	.	.	.	.
3	8 R	.	.	10 L	.	.	.	.	8 R	.
4	.	6 L	.	.	6 L	.	.	.	.	.
5	.	8 L	.	7, 8, 9 L	.	.	.	.	.	6 R
6	.	.	.	.	.	10 R	.	.	.	.
7	12 R	6 R	6 R	12 R	.	.	7, 10 L	.	.	.
8	.	.	.	7 L	.	.	.	6 L	.	12 R
9	.	10 L	.	.	.	.	.	.	.	.
100	.	.	.	.	7 L	.	.	.	.	.
1	.	12 L	.	9 R	.	6 R	.	.	.	11 L
2	.	12 R	.	8 L	.	.	.	.	11 L	.
3	10 R		.	.	.	.	8 L	.	.	.
4	.	6 L	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10 R
6	7 L	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	10 R	.	.	.	.	.	.	.
8	.	7 R	.	10 R	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
200	10 L	.	.	.	10 R	.	.	8 R	.	
1	.	8 R	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	9 L	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	11 R	.	.		.	.	.
4	11 R	.	.	.	6 R	.	.	.	.	
5		8 R	.	.	9 R	.	.	.	.	.
6		.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8 R
8	.	.	?	.	.	.	.	.	7 L	.
9	.	.	7 L	.	.	.	.	10 L	.	
300	.	8 L	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	7 R	
2	6 R	.	12 L	.	.	.	.	8 R	.	
3	8 L	.	.	.	.	12 R	.	.	.	.
4	.	.	.	6 L	.	.	.	.	.	.
5	11 R	.	.	.	.	.	.	.	.	
6	.	.	.	.	.	.	.	7 R	.	.
7	.	.	10 R	.		.	.	.	.	8 L
8		10 R	12 R	12 L	.	.	10 R	.	.	12 R
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
400	.	.	.	.	.		.	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	10 R	.
2	.	.	.	6 R	.	6 R	.	.	10 L	.
3	.	.	7 R	.	.	8 R	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	6 L	9 R
5	.	9 L	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	9 L	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	8 R	.	7 R	.	.	.	.
500	.	.	.	.	.	12 L	.	.	.	.

tonalorganen des Abdomens (6. bis 12. Körpersegment) bei Normallarven.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	7 R	.	6 R	.	.	.	10 R	10 R	.	.
2	.	10 L	.	.	.	.	.	.	.	
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8 R
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	6 R	.	.	7 L	.	.	6 L	7 L
8	.	.	6 L	10 R	7 L	.	.	.	.	.
9	.	.	7 L	7 L	.	.	.	.	8 R	.
600	.	8, 12 L	.	.	.	.	.	.	6 R	9 L
1	.	.	9 R	.	9 R	8 R	.	.	.	12 L
2	.	8 R	.	.	11, 12 R	.	6, 7 R	10 L	.	.
3	.	.	9 R	9 L	.	.	6 R	9 L	.	.
4	.	.	8 L	7 R	.	.	.	11 L	7 R	.
5	9, 6 R	.	6 R	.	.	.	9 R	6, 7 L	.	.
6	.	8 L	.	.	.	.	.	7 L	.	11 L
7	10 R	.	11 R	.	9 R	.	.	.		9 R
8	8 R	.	.	9 R	.	.	.	.	9 L	6 L
9	.	7 R	7 R	.	.	.	.	.	.	.
700	11 R	.	9 L	.	.	.	.	.	10 R	9, 10 R
1	9 R	.	12 R	.	6 L	.	.	.	.	.
2	.	.	.	7 L	.	12 L	.	.	.	6 L
3	.	.	.	6 R	.	.	.		.	.
4	.	.	12 L	.	.	.		7 R	.	.
5	8 R	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	8 L	10 L	11 R	.	.	.	9 L
7	.	6 R	.	.	.	.	6 R	.	7 R	.
8	.	6 L	.	.	7 R	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	6 R	.	6 L	.	11 R	6 L
800	6 L	.	10 R	.	.	9 R	.	6 L	.	.
1	.	.	.	6 L	9 R	.	.	10 L	12 R	.
2	10 L	.	.	10 L	9 L	.	.	.	.	.
3	.	?	.	7 L	.	.	.	.	.	.
4	8 L	.	.	.	8 R	.	8 R	.	7 L	.
5	10 L	.	?	.	.	.	.	.	.	.
6	.	8 L	.	10 L	11 L	9 L	11 L	.	.	.
7	.	.	.	.	10 L	.	.		6 L	6 R
8	.	.	.	.	.	7 L	.	11 R	.	6 L
9	7 R	.	8 R	6 L	.	.	.	.	.	.
900	.	11 R	12 L	6, 8 R	.	.	.	.	.	.
1	.	.	12 L	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	8 L	.	.	.	.
3	.	9 R	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	11 L	.	.	12 R	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6 R
6	.	.	.	.	9 L	.	6 L	8 L	.	.
7	8 L	7, 8 L	.	6, 12 L	.	.	.	.	.	.
8	7 L	.	9 L	.	.	.	6 L	.	7 L	.
9	.	.	.	11 L	9 L	.	.	.	9 L	.
1000	.	8 R	.	.	.	.	.	.	.	.

Protokoll VI: Auftreten von vier Stiften in den triscolopalen

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	.	.	.	III L	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	III L	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	III L	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III L
100	.	III L	.	III R	II R	.	.	III R	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	II L R, III L	II R	.
2	II L	.	II L	.	.	.	.	.	III L R, II L	II R
3	.	II R	.	.	.	II L	II L	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III L
5	.	.	III R	.	.	III L R	.	III L	II L	.
6	.	.	.	.	.	.	III L	.	.	.
7		III L	.	III L	.	III L	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	III R	.
200	II L	.	.	.	.	.	.	.	.	III L
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	II R	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	III R	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	III R	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	III R	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
300	.	.	.	.	.	.	.	III L	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	II, III R	II L	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	III R	.	.	.
6	.	.	.	II R	.	.	.	.	III R	.
7	III L	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	III R	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
400	III R	III R	.	.	.	.	.	III L	.	.
1	.	.	III L	.	.	.	.	.	III R	.
2	II R	II L	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	II L	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	III L	.	.	.	.	.	II L	II L	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	III L	II R	III L	.	.	.	.	II R	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
500	.	.	.	.	.	.	III L	II L	.	.

Chordotonalorganen des 2. und 3. Thorakalsegmentes. Normal:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	.	.	.	.	.	.	.	.	III L	.
2	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	III R	.	.	III R	III R	.	.	.	.	.
5	.	III L	.	.	.	.	.	.	.	.
6	III R	.	.	.	.	.	.	.	III R	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	III L	.	.	.	.	.	III L	.	.
9	.	.	.	II R	.	.	.	.	.	III L
600	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	III R	.	.	.	.	.
2	.	.	III R	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	III R	.	II R	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	III R	.	.	.	III L	III R	.	.	.	III L
6	.	.	.	.	.	.	III R	.	II L	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	II R	II L	.
700	.	.	.	III L	.	.	.	.	.	II L
1	.	.	.	.	.	.	.	.	III L	.
2	II R	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	II L	.	.	.	.	.	.	.	.
4	II L	.	.	.	.	.	.	II R	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	II L	III L	.	.	III L	.	II R	.	.	.
9	.	.	.	II R	.	III L	.	.	.	.
800	.	.	II L	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	III L	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III L
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III R
5	.	III R	III R	.	II L	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	III R	.	.	.
7	.	.	III R	.	.	III R	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
900	.	.	.	.	III L	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	III L R	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	II R	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	III R	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	II R	.	.	III L	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	II R	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	II R	.	III L
1000	II L	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Protokoll VII. Auftreten von vier Stiften in den triscolopalen

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	.	.	.	.	.	.	.	III L	III R	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III R
3	.	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II R
5	III R	II R	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	II L	.	.	.	.	.
7	III L R	III R	III R	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	III L	.	.	.
9	.	.	III R	III R	.	.	.	.	.	.
100	.	II R	.	III L R, II L	III R	.	.	III L	.	.
1	II L, III R	.	II L	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	III L	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	III R	.	.	.	.	.	.	.	.	III R
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	II L	.	.
7	.	III L	.	.	.	.	III L	III L	III L	.
8	.	.	.	.	.	II R	.	III R	III R	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
200	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	III R	II L, III R	.	.	.	II L
2	III R	.	.	.	III R	.	II L	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	II L	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	III R	.
6	II R	III L	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	II L, III R	.	.	.	III L	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	III L	.
300	.	.	.	.	.	III R	.	.	.	.
1	.	.	.	.	III R	.	.	.	.	.
2	.	.	.	II R	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
4	.	III L R	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
6	.	.	.	.	.	III R	III R	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	III L	.	.	.	III R	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
400	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	III L	.	.	III R	.	III L	.	.
2	.	.	.	III L	.	III L	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	III R	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	III L	.	II L, III L	.
6	.	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
7	.	.	II R	.	II R	.	.	.	.	.
8	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
500	.	III L	III R	.	.	.	.	.	.	.

Chordotonalorganen des 2. und 3. Thorakalsegmentes. White:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	.	.	III R	.	.	.	.	.	.	.
2	.		.	.	.	.	.	.	III R	.
3	.	.	III L, III R	.	III L	.	.	.	.	III R
4	.	.	.	II R, III L	.	III L	.	.	.	.
5	III L	.	III R	III R	.	III L	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	III L	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III L
8	.	.	.	.	.	.	.	III L	.	.
9	.	III R	.	.	.	.	.	.	.	.
600	III R	.	.	.	.	.	.	.	III L	.
1	II R	.	.	.	.	III L	.	.	.	III L
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	II, III L	.	.	III R	.
5	.	.	III L	.	.	III R	.	.	III R	III L
6	.	III L	.	.	II L	III L	II L	III R	.	.
7	III L R	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	III, L R	III L	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
700	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	II L, III R	.	.	III L	II R	.	.	.
2	III L	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
3	.	.	II L	.	.	.	II, III R	.	.	.
4	III L	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	III R	.	II L R, II R
6	.	III R	.	III L	III L	.	.	II L	.	.
7	III L	.		.	.	.	.	.	.	III L
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II R
800	.	III L	.	.	.	.	.	.	II R	.
1	.	.	.	.	.	.	.	II L	III R	.
2	.	.	.	II R	.	II L	.	.	.	.
3	.	.	II L	.	.	.	.	III L	.	.
4	.	.	.	.	.	II, III R	.	.	.	.
5	III L	III R	.	III R	.	III R	.	.	.	.
6	.	III L	.	.	.	.	.	.	.	.
7	III L	.	II L	.	II L R	.	.	.	.	.
8	III L	.	III L	III L	.	III R	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
900	.	.	.	II L	III R	.	.	.	.	III L
1	.	.	III L	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	III L R	III L	.
4	.	.	.	.	III R	III L	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	III L	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	III L	.	.	.	.	.	.	.	.	III R
8	III R	.	.	III R	.	.	II R, III L	.	.	.
9	.	.	.	.	.	III L	II L	.	.	.
1000	.	II L, III R	.	.	.	.	.	.	.	.

Protokoll VIII. Auftreten von vier Stiften in den trisoolopalen

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	II L	.	II L
3	.	II R	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.		.	.	.	.	.
5	.	.	II L	.	.	.	II L	.	.	.
6	II L R	III R	III R	.	.	.	.	.	II R	.
7	.	II L	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
100	.	.	III L	.	.	III L	.	III L	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	II L	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II R
3	.	.	.		.	III L	II R	II R	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	II, III R	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	II R	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	III R	.	.	.	.	.	.	III L
9	.	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
200	II R	.	III R	.	.	.	II, III R	II R	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	II L	.	.
2	III R	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	II L	.	.	.	.	.	.	.	.	II L
4	.	.	II R	II L	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	III L	III R	II L	III L	.	.	.
6	.	III L	.	.	.	III R	.	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	II R	.	.
300	.	.	.	.	.	.	.	.	II L	II L
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	II L	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	II R	.	.	.	.	.	III L R
6	.	.	.	.	II L	.	.	.	.	.
7	.	III R	.	.	.	.	.	.	.	III L
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
400	.	III L	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	III L	.	III L	III L	.	.	.	.	.
2	.	.	II L	III R	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	III R	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	II L	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II R
8	.	.	.	II R	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
500	.	.	.	.	.	.	III R	III R	.	.

Chordotonalorganen des 2. und 3. Thorakalsegmentes. Black:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	.	II L	.	III L	.	.	.	.	.	.
2	.	.	II, III L	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	III R	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	II L	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II L
8	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
600	.	.	.	.	.	.	.	III R	II L	.
1	.	.	II L	.	II L	.	.	.	.	III L
2	.	.	.	.	.	.	.	II L	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
8	II L	.	.	II L	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
700	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	III R	.
2	.	.	.	.	.	.	III R	II L	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	III R	.	.	II R	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II R
800	.	.	.	II L R	.	.	.	.	.	II L
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III L
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	II L, III R	.	.	.	.	.	II R	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	III L	.	.	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	II R	.	.	III L	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
900	.	III L	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	III L	.	.	.	.	.	II, III L	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	II R	.	.
4	II L	.	.	.	.	II R L	.	II R	.	.
5	.	III R	.	.	III R	II R	.	.	II L	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	III R	.	II L	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
1000	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Protokoll IX. Auftreten von vier Stiften in den triscolopalen

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	III L	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	III L	.	.	.	.	III R	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	III L	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	II R	.	.	.	.	.	.	III L
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	III L	.	.	.	.	.	.	.	.	.
100	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	III R	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	II R	.
9	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
200	.	.	.	.	.	.	II R	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	III L	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	II R	.	.	.	.	.	III R
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	III L	.	.
300	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	III L	II R	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	II L	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	II L	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	III R	.	.	.	III R	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
400	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
1	III R	.	.	.	.	.	.	.	.	III R
2	.	.	.	.	.	.	III L	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	III R	.	.	III R	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
500	.	.	.	.	III R	.	.	.	.	.

Chordotonalorganen des 2. und 3. Thorakalsegmentes. Stamm 5 ple

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	.	.	III R	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	III R	.	.	.	.	II L	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	III R	III R	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
600	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	III R	.	.	.	.	II L	.
3	II L	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	II L	.	.	.
7	III L	.	.	.	.	III L	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	III L	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
700	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	II L	.
4	.	II L	.	.	.	III R	.	.	.	.
5	.	.	III R	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	II R	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
8	.	.	III R	.	.	.	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
800	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
6	III R	.	.	.	.	.	III L	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	II L	.	.
9	.	.	II R	.	.	.	.	.	.	.
900	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	III L	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	III R	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	.	III R	.	.	.	.	.	III R	.	.
1000	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Dies ergibt:

Körpersegment	linke Seite in %	rechte Seite in %
6	2,5	1,8
7	1,7	1,4
8	1,4	2,0
9	1,4	1,4
10	1,3	1,7
11	0,8	0,9
12	0,9	1,8

Ohne Rucksicht auf Segmentzahl und Körperseite wurde im ganzen in 21,7% Fällen eine Sechszahl beobachtet.

Um eventuelle Unterschiede der Variabilität zwischen den mir zur Verfügung stehenden Mutanten und der wilden Form festzustellen, untersuchte ich die triscolopalen Chordotonalorgane des 2. und 3. Thorakalsegmentes von je 1000 Tieren auf eventuelle Vierzahl der Stifte. Die genannten Segmente eignen sich nämlich wegen der dorsalen Lage ihrer Scoloparien am meisten zu einer solchen Untersuchung. Die Larven brauchen, um die rechte und linke Seite miteinander zu vergleichen, nicht wie bei den Untersuchungen der abdominalen Chordotonalorgane unter dem Deckglas umgewendet zu werden, bleiben verhältnismäßig unbeschädigt und können zur Weiterzucht verwendet werden. Die Ergebnisse sind in den vorhergehenden Tabellen (Protokoll VI—IX) zusammengestellt.

Auftreten von vierstiftigen Chordotonalorganen in den Thorakalsegmenten.

	II. Segment		III. Segment	
	links in %	rechts in %	links in %	rechts in %
normal	2,3	2,1	4,1	3,5
white	2,7	2,0	6,5	7,0
black	3,6	2,5	2,3	3,1
quintuple	0,9	0,7	1,4	2,8

Ohne Rücksicht auf Segment und Körperseite bedeutet dies für:

normal 12,1%
white 18,2%
black 11,5%
quintuple 5,8%.

Aus diesen Tabellen resultiert, daß der Stamm *quintuple* sich in dem Grad der Variabilität von den übrigen Rassen deutlich unterscheidet.

Die Mutante *white* hat im 3. Thorakalsegment auf der rechten Seite die größte Variabilität (Abb. 24). Deshalb wurden einige Larven, die in diesem Segment auf der rechten Seite vierstiftige Organe aufwiesen, zur Weiterzüchtung verwendet, um zu untersuchen, ob in den Filialgenerationen die Variabilitätsgröße gleich bleibt oder ob vielleicht durch Selektionsversuche eine erbliche Vierzahl der Stifte festzustellen sei. Die Filialgenerationen F_1 bis F_4 zeigten folgendes Verhalten: (s. Protokoll X, S. 622.)

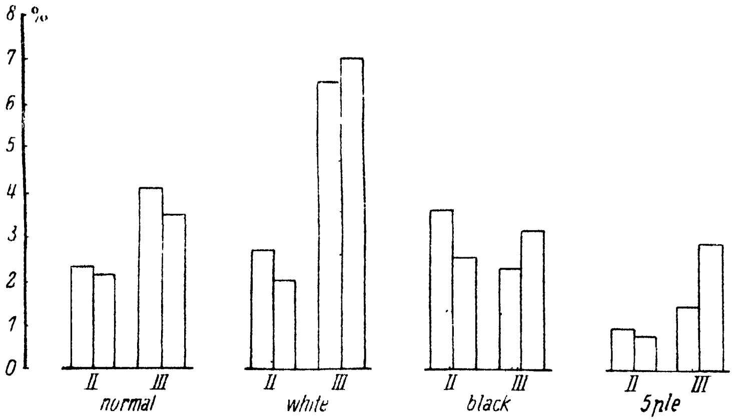


Abb. 24. Graphische Darstellungen des Vorkommens von vierstiftigen Chordotonalorganen im II. und III. Thorakalsegment

Leider waren die Imagines der fünften Generation nur Weibchen, so daß die Weiterzucht nicht fortgesetzt werden konnte. Aus den vorhandenen Angaben ist infolge des ungleich großen Materials und der geringen Individuenzahl der einzelnen Generationen zunächst kein sicherer Schluß zu ziehen. Bis jetzt scheint es, daß die abweichende Stiftzahl eine nichterbliche Modifikation darstellt.

IV. Die Chordotonalorgane der Imago.

Truncale Chordotonalorgane scheinen den Imagines der Dipteren in demselben Grade wie den Larven allgemein zuzukommen, doch weisen sie eine besondere Anordnung auf. Die Scoloparien enthalten alle eine sehr große Anzahl von Stiftchen. Atympanale Chordotonalorgane wurden bei *Drosophila* im Thorax (Prothorax), in den Beinen (Femora), in den Flügeln (Remigium), in den Halteren und in den Antennen (Pedicellus) gefunden.

Proto-

	F_1									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	II L	.	.	.	.	III L	.	.	.	.
2	.	.	.	.	III L	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	III L	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	III R	III R
6	.	.	.	.	.	.	.	.	III R	II R
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III R, II L
8	.	.	.	.	.	.	.	III R	III L	.
9	III R	.	.	.	.	.	.	.	.	.
100	.	.	.	.	III R	.	.	.	.	.
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	III R	.	.	.	.
4	.	III L	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	.	II, III L	.	III L	.
9	.	.	III L	.	II L	.	.	.	.	.
200	.	.	.	III R	II, III R	.	III L	.	.	.
1	.	.	III R	III R	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	III L	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	III L	.	III R	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
300	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	.	III R	.	.	.	.	.	.	III R
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	III R	.	.	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	III R	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	II R	.	.	.
7	.	II R	.	II L	.	.	.	.	.	.
8	III L	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
9	II L	.	II R	III R	III L	.	.	.	.	.
400	.	.	.	II R	III R	.	.	.	III R	II R
1	.	.	.	III L	.	.	.	.	.	.
2	.	II L	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

koll X.

	F₂									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	II, III R	.	.	.	.	.	.	.	II L
4	.	.	.	.	.	.	.	.	III R	.
5	III L	.	.	.	.	III L	.	.	.	.
6	.	.	.	.	.	.	.	III L	.	.
7	III R	.	.	II R	.	.	.	.	.	
8	.	III L	.	.	III R	.	.	II L	.	.
9	.	II R	III R	.	.	.	.	.	.	.
100	.	.	.	.	.	.	III L	.	.	.
1	III R	.	.	.	.	.	.	.	III L	.
2	II R	.	.	.	.	III L	III R	.	.	.
3	.	III L R	.	.	.	III R	III L	III R	.	.
4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	.	.	.	III R	.
6	.	.	.	.	II L	.	.	.	.	III R
7	.	.	.	.	.	.	.	III R	.	.
8	.	.	.	.	.	II R	.	.	II R	.
9	III R	.	.	.	III R	.	.	.	.	.
200	.		.	II L	.	.	.	III R	.	.
1	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	III L		.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	III L	.	.	.
4	III R	.	.	.	III R	.	.	III R	.	.
5	II L	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	.	.	.	II L	III R	.	.	.	.
–			III R	.	II R	III R	III R			

1. Die Chordotonalorgane des Thorax.

Die einzige Beschreibung thorakaler Chordotonalorgane eines Dipters ist von LEYDIG (1864) gemacht worden. Er erwähnt in seinem »Bau des thierischen Körpers« das Vorhandensein von Stiftchen »in ganglösen Anschwellungen gewisser Nerven des Brustganglions« von *Musca*. Außer dieser Beschreibung gibt es nur noch Angaben über das Vorkommen truncaler Chordotonalorgane der Imagines von Lepidopteren und Hymenopteren (BURGER 1876, JANET 1894), ferner von Rhynchoten und Odonaten (VOGEL 1923, ERHARDT 1916). JANET beschreibt bei Ameisen, Bienen und Wespen dasselbe Organ, das wohl auch allen Dipteren zukommt.

Proto-

	F_3									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	.	.	.	.	.	.	III L	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	.	.	.	.	III R	III R	.	.
4	.	.	.	II L	.	.	.	.	.	.
5	.	.	.	.	.	III L	.	.	.	.
6	.	.	.	.	II L	.	.		.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	.	.	.	.	.	III L	.	.	.	.
9	.	.	.	III R	.	.	.	.	.	.
100	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	.	II L	.	.	.		.	III L	.	.
2	.	III L	.	.	III L	III R	.	.	.	.
3	.	.	.	.		.	.	.	.	.
4	.	.	III R	.	.	II L	.	.	.	.
5	III R	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.		.	.	.	.			.	.
7	III R	.	.	.	III L	.	.	III L	.	.
8	.	III L	.		.	.	.	.	.	.
9	III L	.	.		.	.	III R	III R	.	.
200	.	II R	.	.	.	II L	.	.	.	.
1	.	III L	.	.	III L	.	.	.	II L	.
2	.	.	.	.	.		.		.	.
3	.	.	.	III R	.	.		.		.
4	.	.	.	.		.	.			.
5		III R	.	.	.		III L	.		.
6	.	.	.		.		.	.	.	.
7	.	.	.		.	.	.	.	.	.
8	.	.	.				.		.	.
9	II L	III L		.	.		.	.	.	.
300	.	.	.				.	.	.	III L
1	II L	.			.			.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	III R	.
3	III L	.	.	.	II L	.	.	.	.	.
4	III L	.	.	.	.	II L		.	.	.
5	.	III L	.	.	.	III R		.	III R	.
6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III R
8	.	.	.	.	.	III R	.	.	.	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Bei *Drosophila* liegt das thorakale Scoloparium im Prothorax, sodaß ich annehme, daß nach Leydigs Abbildung auch dasselbe bei *Musca*

koll X.

	F4									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	III L	.	III R	.	.	.	.	.	.	.
2	.	III L	.	.	.	.	III R	III R	.	II R
3	.	.	.	.	.	.	.	.	III R	.
4	.	.	.	.	.	III L	.	III R	III L	III L
5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	.	III R	III R	III R	.	.	.	.	III R	.
7	II R, III L	.	.	.	.	.	III R	.	.	.
8	.	.	III L	.	.	.	.	.	III R	.
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
100	.	.	.	III L	.	.	.	.	.	III L
1	.	II, III L	.	.	III R	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

vorhanden ist. Es erstreckt sich von einer Chitinleiste (»Hypotrema«, LOWNE) nach der Gelenkhaut des Kopfes (Abb. 13, *ChO* und Abb. 25). Die proximale Anheftung liegt oral, die distale an der Chitinleiste An geeigneten schiefen Horizontalschnitten durch den Thorax ist die Zahl der ziemlich dicht gedrängt liegenden Scolopidien auf 20 zu schätzen. Der Chordotonalnerv entspringt dem prothorakalen Abschnitt des Verbundganglions.

Die Länge eines Scolopidiums beträgt 140 μ, die Größe des Stiftchens 7,5 μ. Alle Stifte liegen etwa in der Mitte des Scolopidiums, über ihnen die Kerne der Deckzellen und an ihrer Basis die Hüllzellkerne. Die Stiftköpfchen haben das Aussehen einer Pfeilspitze (Abb. 25, *EK*).

2. Die Chordotonalorgane der Beine.

Seit der Entdeckung der tympanalen Scolopalorgane in den Vordertibien der Locustiden durch SIEBOLD (1844) ist das Vorkommen der Chordotonalorgane bei vielen anderen Insekten nachgewiesen worden. Es waren teils tympanale, teils atympanale Organe, die in dem Femur, der Tibia oder in den Tarsen gelegen sein konnten. Dipteren sind bisher noch nicht auf pedale Chordotonalorgane untersucht worden. Bei *Drosophila* kommen die pedalen Scoloparien in den Femora sämtlicher Beine vor (Taf. 9, Abb. 3). Man findet je zwei Organe in einem Femur dicht nebeneinander; ein großes und ein kleines. Ihre proximale Anheftungsstelle liegt in der Nähe der Gelenkhaut zwischen Trochanter und Femur, die distale befindet sich an der Vorderseite des Femur kurz

vor der Gelenkhaut zwischen Femur und Tibia. Damit haben beide Scolopidien nahezu die Länge des ganzen Femur. Es sind die längsten

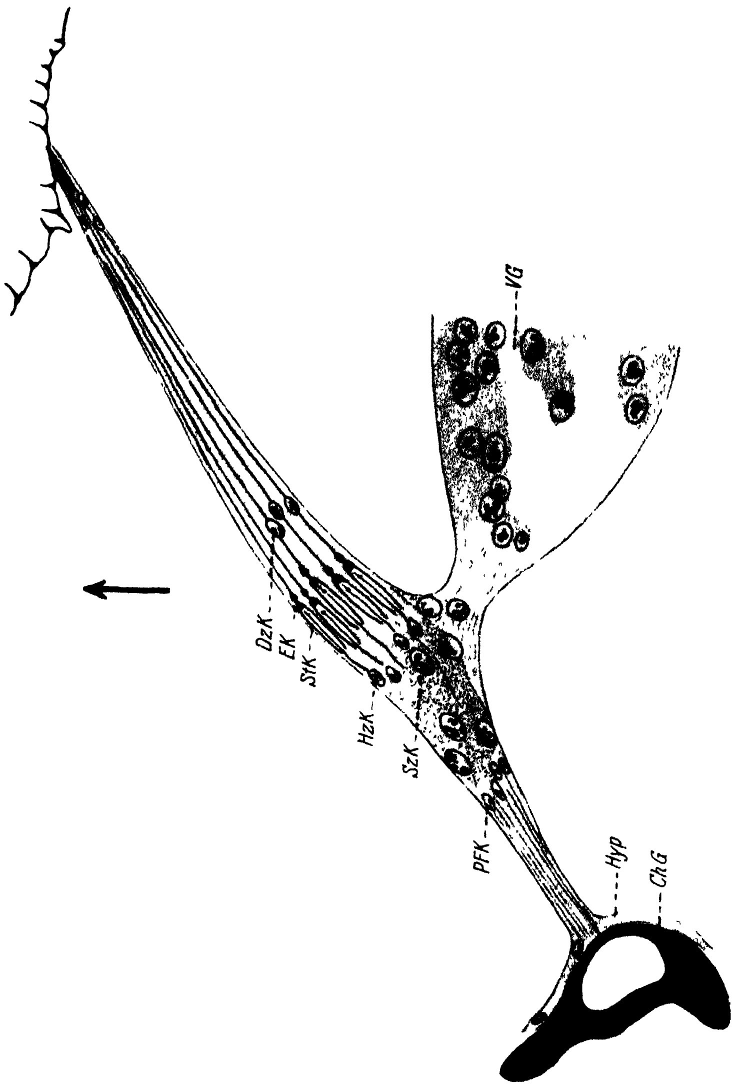


Abb. 25. Prothorakales Chordotonalorgan der Imago. *ChG* Hypotrema, *DzK* Deckzellkern, *EK* Endköpfchen, *HzK* Hüllzellkern, *Hyp* Hypodermis, *PFK* Kern der proximalen Faserzelle *StK* Stiftkörper. *SzK* Sinneszellkern. *VG* Verbundganglion.

der bei *Drosophila* entdeckten Chordotonalorgane und haben eine Länge von 490 μ. Die Form der Stiftchen weicht ziemlich von der der übrigen Chordotonalorgane ab. Jedes Stiftchen läuft in einen starken Endfaden

aus. Das Endknöpfchen ist sehr groß und sendet ein Stäbchen in den Innenraum des Stiftes (Abb. 26). Während die Stiftchen des großen Organs fast alle nebeneinander liegen, sind die Stiftchen des kleinen Scolopariums fast auf die ganze Länge des Organs zerstreut. Die Länge eines Stiftchens beträgt 8 μ. Das große Organ enthält etwa 20, das kleine acht Stifte. Die Innervierung beider Organe geschieht durch einen gemeinsamen Nerv, der sich als ein Seitenast von dem Beinnerv abzweigt.

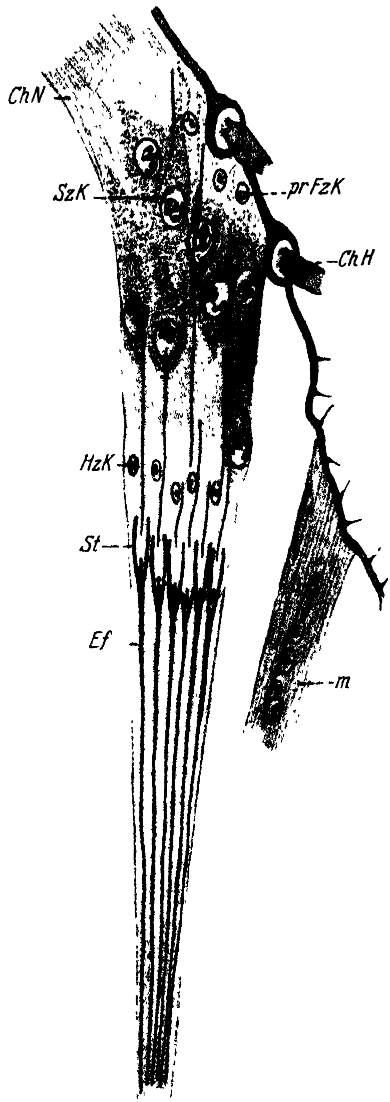


Abb. 26. Großes femorales Chordotonalorgan, stark vergrößert. *ChH* Sinneshaar, *ChN* Chordotonalnerv, *HzK* Hüllzellkern, *Ef* Endfaden, *m* Muskel, *prFzK* Kern der proximalen Faserzelle, *St* Stiftchen, *SzK* Sinneszellkern.

3. Die Chordotonalorgane der Flügel.

Die Chordotonalorgane der Flügel der Insekten sind schon seit 1860 durch LEYDIG bekannt. Angaben über die Chordotonalorgane des Dipterenflügels (*Eristalis*, *Tabanus* und *Tipula*) wurden zuletzt von ERHARDT (1916) gemacht. Die Verfasserin fand ein aus mehreren Scolopidien bestehendes Organ, das an der Stelle liegt, wo Subcostal- und Radialader voneinander abweichen.

Bei *Drosophila* liegt das Flügelorgan an der Basis der Radialader. Diese Stelle (Remigium nach LOWNE) entspricht der Abzweigungsstelle der Subcosta (Taf 4, Abb. 4). Das Scoloparium ist ein einheitliches Bündel von etwa 20 Scolopidien und hat eine Länge von 75,2 μ. Es ist mit seinem proximalen Ende in einer kleinen Ausbuchtung des Remigium befestigt. Das distale Ende geht durch die erste Querwand des

Remigium hindurch und ist an einem Chitinzapfen auf der Unterseite der Ader befestigt (Abb. 27). Die Innervierung geschieht durch den Radialnerv, der außer dem Chordotonalorgan die Papillenorgane des Flügels versorgt. An Hand von Längs- und Querschnitten ließ sich die Struktur der Scolopidien feststellen. Das Stiftköpfchen zeigt einen von dem der thorakalen und pedalen Chordotonalorgane abweichenden Bau (Abb. 28). Es ist einfach und läuft in einen starken Endfaden aus, der bis an die distale Anheftungsstelle zu verfolgen ist. Die Länge des Stiftkörpers beträgt 4,5 μ. Wegen der Kleinheit der Organe ist nicht mit Sicherheit die Grenze der einzelnen das Scolopidium aufbauenden Hilfszellen festzustellen. Jedoch ist an den Kernen das Vorhandensein der Hüllzelle, Deckzelle und proximalen Faserzelle nachzuweisen.

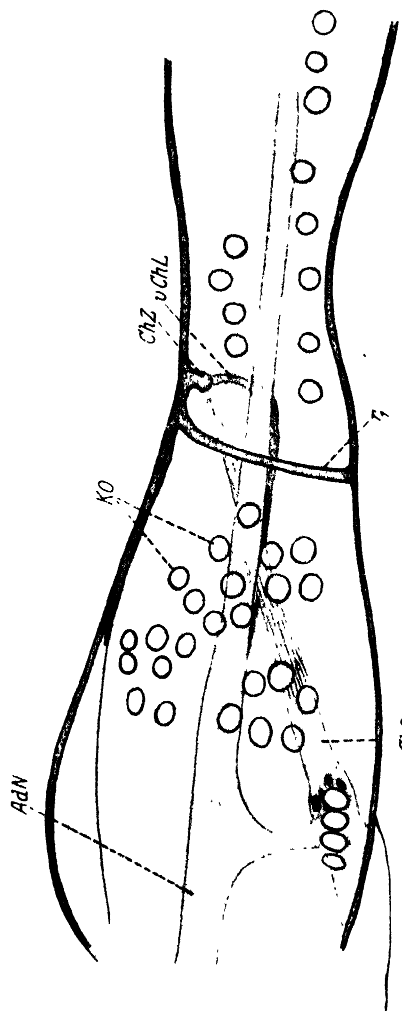


Abb. 27. Das Remigium stark vergrößert. *AdN* Adernerv, *ChO* Chordotonalorgan, *ChZ* Chitinzapfen, *KO* kuppelförmige Organe, *ri 1* Ringwand, *vChL* ventrale Chitinleiste.

Ich untersuchte die pteralen Chordotonalorgane der Mutanten *white*, *black* und *vestigial*. Nicht nur bei den normalflügeligen Rassen, sondern auch bei *vestigial* ist das Remigium normal ausgebildet und das Chordotonalorgan vorhanden.

4. Die Chordotonalorgane der Halteren.

Die Halteren von *Drosophila* haben im Vergleich zu denen von *Calliphora* eine ziemlich gedrungene Gestalt. Der Stiel zwischen der

»Basis« und dem »Köpfchen« besteht nur in einer kurzen Einschnürung (Abb. 29a). Bei *vestigial* (Stamm 5ple) fehlt das Köpfchen.

Die äußeren Sinnesorgane des Muscidenschwingers wurden schon mehrfach beschrieben (WEINLAND 1891, PFLUGSTAEDT 1912 u. a.).

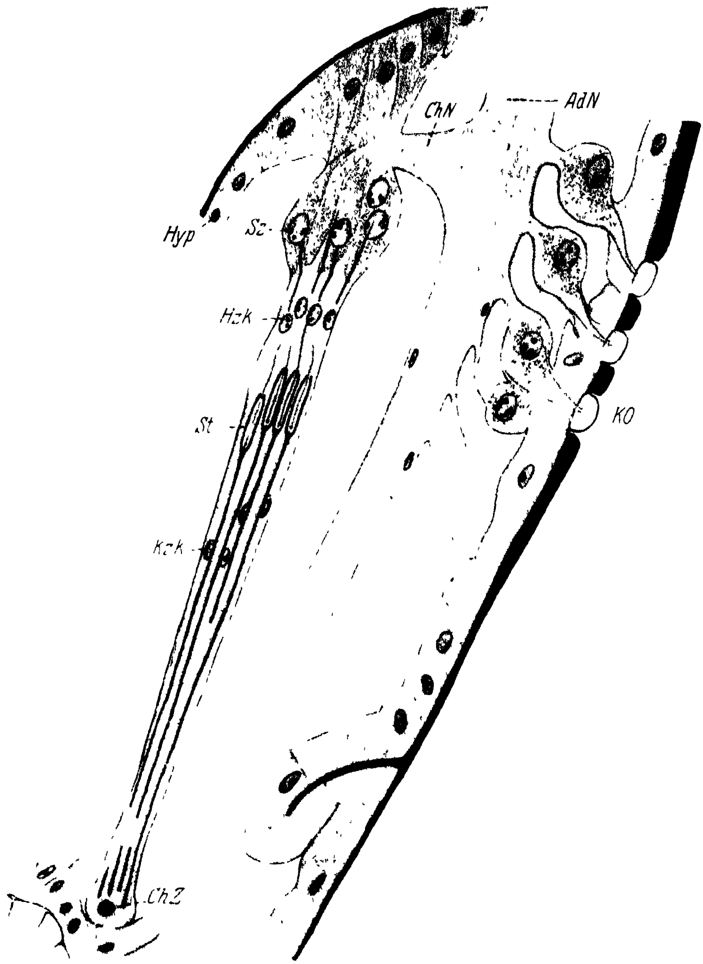
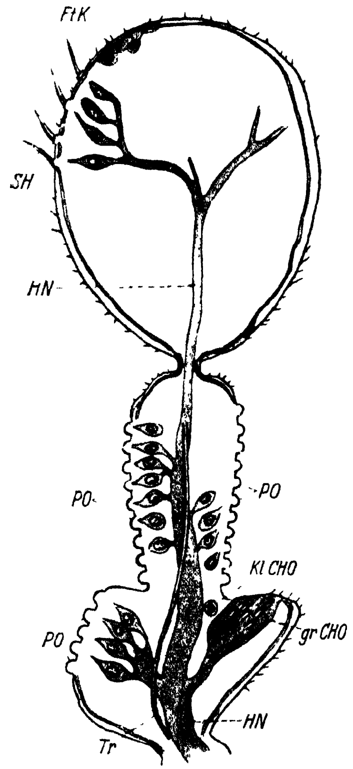


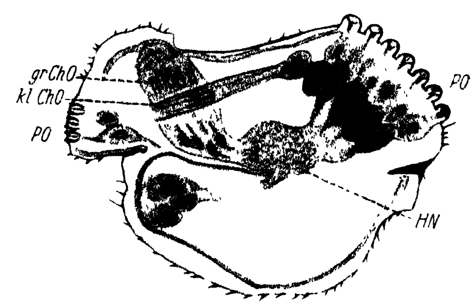
Abb. 28. Pterales Chordotonalorgan. *AdN* **Adernerv,** *ChZ* **Chitinzapfen,** *KO* **kuppelformiges Organ.** *ChN* **Chordotonalnerv,** *Hyp* **Hypodermis,** *HzK* **Hullzellkern,** *Sz* **Sinneszelle,** *St* **Stift,** *KzK* **Kappenzellkern**

Sie bestehen aus den Papillenfeldern, die sich aus einzelnen kuppelförmigen Organen zusammensetzen (vgl. Kap. VI, 3). Der Basalteil birgt in seinem Innern zwei Scoloparien, die sich dicht nebeneinander quer durch den Innenraum erstrecken. Beide Organe inserieren mit ihren

distalen Enden in einem besonderen Vorsprung. Das mehr basal gelegene große Organ ist 45 μ lang und enthält 18 Scolopidien, deren Stifte sich wesentlich von denen des kleinen Organs unterscheiden. Die Stiftchen sind 4,5 μ lang und entbehren eines Stiftkopfes. Der distale Stiftrand ist zu einem Ring verdickt und läßt in der Mitte ein feines Kanälchen frei. Ein Stiftknopf innerhalb des Kanälchens, wie er bei *Calliphora* (PFLUGSTAEDT) vorkommt, konnte nicht festgestellt werden. Das kleine Organ läuft fast senkrecht über das große hinweg. Es enthält acht bis neun Scolopidien, deren Stifte in ihrem Bau mit denen der pteralen Scolopidien übereinstimmen, doch fehlt hier der starke Endfaden (Abb. 29b). Die Scolopidien sind 40 μ, die Stiftchen 4 μ lang. Leider konnten wegen der Kleinheit der Scoloparien keine weiteren Einzelheiten erkannt



a



b

Abb 29a. Langsschnitt durch die Haltere. *FtK* Fettkörper, *gr.ChO* großes Chordotonalorgan, *Kl.ChO* kleines Chordotonalorgan (Querschnitt) *HN* Halterennerv. *PO* Papillenorgane, *SH* Sinneshaare, *Tr* Trachee. b. Querschnitt durch den Basalteil der Haltere.

werden. Beide Chordotonalorgane wie auch die zahlreichen kuppelförmigen Sinnesorgane werden von dem mächtigen Halterennerv innerviert, von dem schließlich nur noch ein sehr dünner Stamm übrig bleibt, der die Sinneshaare auf dem Schwingerköpfchen innerviert (Abb. 29a, *SH*).

5. Das Johnstonsche Organ.

a) Morphologie.

Das JOHNSTONsche Organ, das ebenfalls zu den stiftführenden Sinnesorganen (EGGERS 1923) zu zählen ist, wurde von JOHNSTON (1855)

zuerst bei *Culex* beschrieben. Nach JOHNSTON ist es bei einer großen Anzahl von Insekten nachgewiesen worden. Bei Dipteren wurde es bis heute beschrieben an: *Culex* (JOHNSTON), *Mochlonyx*, *Corethra*, *Tanypus*, *Chironomus*, *Musca* (CHILD 1894), *Pachyrhina* (CHILD 1894) und *Tipula* (EGGERS 1923, 1928). Bei *Drosophila* befindet sich das JOHNSTONsche

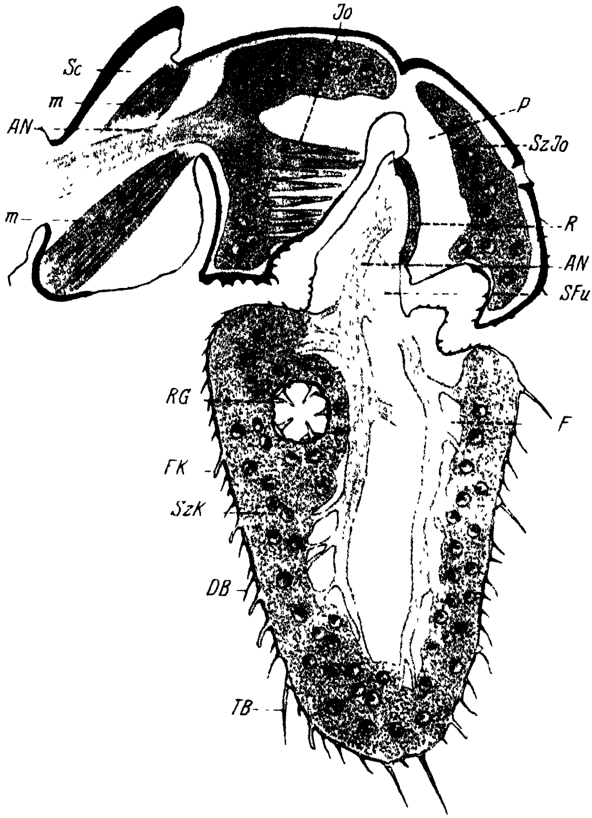


Abb. 30. Langsschnitt durch die Antenne. *AN* Antennennerv, *F* Funiculus, *FK* Flächenkegel, *m* Muskel, *Jo* Teil des JOHNSTONschen Organs, *P* Pedicellus. *R* chitinoser Ring der Gelenkhaut III, *RG* Riechgrube, *Sc* Scapus, *SFu* Stiel des Funiculus, *SzJo* Sinneszellen des JOHNSTONschen Organs, *SzK* Sinneszellkern, *TB* Tastborste, *DB* Deckborste

Organ im zweiten Antennenglied (Abb. 30). Dieses Glied, der Pedicellus, sitzt dicht an dem flachen Scapus (erstes Antennenglied), der die gesamte Muskulatur der Antenne enthält. Der Pedicellus ist an seinem distalen Ende sehr breit und gleicht in seiner Gestalt einem Hohlkegel. In seinen Innenraum ragt der Stiel des Funiculus (drittes Antennenglied) hinein und ist dort seitlich mittels einer ringförmigen Gelenkhaut befestigt. Der Funiculusstiel ist 50 μ lang und 27 μ breit.

Neben den oben genannten Antennenmuskeln befindet sich im Scapus nur noch der große Antennennerv. Dieser gabelt sich kurz vor seinem Eintritt in den Pedicellus in mehrere Äste auf, von denen nur ein kleiner durch die ringförmige »Gelenkhaut III« (EGGERS) in den Funiculus hineingeht, während alle übrigen Äste das JOHNSTONsche Organ innervieren.

Das JOHNSTONsche Organ von *Drosophila* besteht wie bei *Culex* aus einem Bündel sehr zahlreicher amphinematischer Scolopidien, die

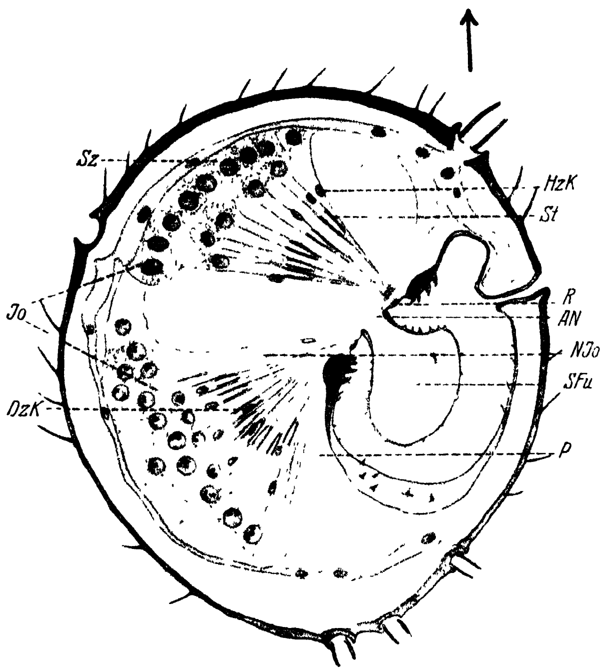


Abb. 31. Querschnitt durch den Pedicellus und den Stiel des Funiculus. *DzK* Deckzellkern, *HzK* Hüllzellkern. Weitere Abkürzungen wie in Abb. 30.

dicht gedrängt ein einheitliches Scolopalorgan darstellen und fast den ganzen Innenraum des Pedicellus ausfüllen. Mit ihren proximalen Enden sind die Scolopidien an der Außenwand des Pedicellus befestigt und reichen mit ihren distalen Fasern an die Gelenkhaut III (Abb. 31). Da alle Organe von gleicher Länge (die Länge der Scolopidien beträgt 34 μ, die der Stiftchen 3 μ) und gleichen Proportionen sind, kann man drei Schichten des Scolopalorganes unterscheiden: eine Sinneszellschicht, eine Hüllzellschicht und eine Deckzellschicht. Auf der Grenze der beiden letzteren liegt die Region der Stiftchen. Die Stiftchen selbst sind nur

schwer zu erkennen und unterscheiden sich wesentlich in ihrem Bau von denen anderer Scolopidien. Sie haben weder einen Endknopf noch eine Wandverdickung am distalen Ende. Die Kerne der Sinnes-, Hüll- und Deckzellen sind so dicht zusammengedrängt, daß man nicht unterscheiden kann, zu welchem Scolopidium die einzelnen Elemente gehören.

Außer dem JOHNSTONschen Organ wurden in der Antenne keine weiteren Chordotonalorgane gefunden.

b) Zur Physiologie des Johnstonschen Organes.

Wie aus Abb. 30 hervorgeht, ist die Muskulatur der Antenne sehr gering. Es gibt nur eine Muskelgruppe in der Kopfkapsel, die den Scapus bewegt, und in dem Scapus zwei weitere Muskeln, von denen der eine unten an der Gelenkhaut II ansitzt, der andere oben an diese herantritt. Durch die Scapusmuskulatur ist demnach der Pedicellus auf- und abwärts zu bewegen. In dem Pedicellus kommt kein einziger Muskel vor, an seiner Stelle tritt das JONHSTONsche Organ an die Gelenkhaut III heran. Aus diesem Befund läßt sich bezüglich der physiologischen Deutung des JOHNSTONschen Organs folgender Schluß ziehen: Soweit die Scolopalorgane die Fähigkeit besitzen, Spannungsunterschiede zu registrieren, kann dies nur möglich sein, wenn sie an zwei irgendwie gegeneinander beweglichen Insertionsstellen ansitzen. Zweifellos ist im Falle des JOHNSTONschen Organs die bewegliche Stelle in der Gelenkhaut III zu sehen. Der mittlere ringförmige Teil dieser Gelenkhaut besteht aus härterem Chitin, das wieder an weicheren Gelenkhäuten mit dem Funiculus bzw. dem Pedicellus verwachsen ist (Abb. 30 und 31, *R*). Alle Scolopidien sind mit ihren distalen Fasern an diesem Ring befestigt. Wenn nun durch irgendwelche Kräfte, sei es durch Wind, Schall oder sonstige Erschütterungen oder durch die Tätigkeit der Scapusmuskulatur, der Funiculus direkt oder indirekt bewegt wird, so muß diese Bewegung auf die Gelenkhaut III übertragen werden. Dies geschieht noch in erhöhtem Maße, da die Gelenkhaut seitlich in dem Hohlraum des Pedicellus liegt und durch die stielförmige Eingelenkung des Funiculus eine Hebelwirkung zustandekommt. Hierzu sei eine Bemerkung EGGERS (1923, S. 237) angeführt: »Das Gefüge des JOHNSTONschen Organes erscheint mir zur Schallreception zu grob, und ich neige mehr dazu, es zur Wahrnehmung der Eigenbewegungen der Antenne dienlich zu halten.« Indessen muß aber, wenn Eigenbewegungen der Antenne mit Hilfe des JOHNSTONschen Organs registriert werden, auch

in derselben Weise die Wirkung der Erdschwere bei veränderter Körperlage auf den nicht willkürlich zu bewegenden keulenförmigen Funiculus mitregistriert werden. Betrachtet man die Proportionen des Funiculus, so liegt die Vermutung nahe, daß wir es hier tatsächlich mit einer statodynamischen Einrichtung zu tun haben. Der verhältnismäßig große Funiculus kann sich ähnlich wie ein statisches Kölbchen in dem hohlen Pedicellus bewegen. In normaler Haltung — er hängt gewöhnlich nach unten — übt der Funiculus einen gleichmäßigen Zug auf die Gelenkhaut III aus, der aber aus mechanischen Gründen nicht auf das JOHNSTONsche Organ übertragen wird. Ändert sich jedoch die Lage des Funiculus durch Muskeltätigkeit oder durch Lagenänderung des gesamten Körpers, so muß notwendig der Zug (bzw. Druck) des Funiculusstiels auf die Gelenkhaut und damit auf die Scolopidien des JOHNSTONschen Organs übertragen werden. Diese Deutung des JOHNSTONschen Organs als statodynamisches Sinnesorgan ist zunächst nur aus den morphologischen Verhältnissen gefolgert worden, findet aber eine Stütze durch physiologische Experimente von FOREL (1910) und DEMOLL (1917). Die Beobachtungen FORELS bestätigen direkt die statische Bedeutung des JOHNSTONschen Organs. DEMOLL machte Versuche mit Käfern auf einer rotierenden Scheibe. Seine Beobachtungen sprechen anscheinend gegen die statische Funktion, doch ist, wie der Verfasser selbst berichtet, eine Fehlerquelle übersehen worden. Immerhin glaubt DEMOLL, daß dem JOHNSTONschen Organ »eine Kontrolle der Lage zuzuschreiben ist, und da für diese auch die Schwerkraft mitbestimmend ist, so würde das JOHNSTONsche Organ dem Tier auch Daten statischer Art zu geben vermögen«. Schließlich sei noch eine beiläufig von MCEWEN (1918) gemachte Bemerkung erwähnt: »Incidentally, however, a rather interesting result does appear here to the specific effect of the removal of the antennae and reaction to gravity. From a small amount of data on hand, it appears that the loss of these organs greatly reduces a fly's (*Drosophila*) negative geotropism.«

Hier liegt nun die Frage nahe, ob eine solche Deutung des JOHNSTONschen Organs bei allen Insektenimagines möglich ist, ob es nicht auch Insekten gibt, denen das JOHNSTONsche Organ fehlt. In der Tat gibt es einen solchen Fall. *Nepa cinerea* hat bekanntlich eine Antenne von sehr abweichendem Bau, der ein JOHNSTONsches Organ fehlt; jedoch hat dieses Insekt besondere Sinnesorgane, die als statische Organe zu deuten sind.

6. Tabellarische Übersicht über die Maße der Chordotonalorgane der Larve und Imago.

	Länge in μ	Stiftgröße in μ	Stiftzahl
1. Larve.			
polyscol. abd. *Ch.-O.*:	120	7,5	5
monoscol. *Ch.-O.*:	100	7,5	1
triscol. thorac. *Ch.-O.*:	60	7,5	3
antenno-max. *Ch.-O.*:	32	7,5	1
2. Imago.			
Flügelorgan:	75	4,5	20
Haltere: großes Organ:	45	4,5	18
kleines Organ:	30	4,0	8—9
JOHNSTONsches Organ:	34	3,0	?
Femorale *Ch.-O.*:	490	8,0	25
prothorac. *Ch.-O.*:	140	7,5	20

V. Die übrigen Sinnesorgane der Larve.

1. Der Antenno-maxillar-Komplex.

WEISMANN (1864) beschrieb als erster die sogenannten Antennalorgane der Larven cyclorhapher Dipteren, die auf kurzen Zwischensegmenten oder direkt auf dem Integument des Kopfsegmentes aufsitzen. Nach WEISMANN haben sich mit diesen paarigen Organen LOWNE (1895), WANDOLLEK (1899) und KEILIN (1927) beschäftigt. LOWNE sah in dem einen, dem antennalen Organ, ein lichtempfindliches Organ (eye-like organ). Indessen ist diese Annahme von anderen Autoren abgelehnt worden, da außer der kugeligen chitinösen Endkappe kein Merkmal zu finden ist, das eine optische Funktion wahrscheinlich machen könnte. WANDOLLEK hat die Antennalorgane verschiedener cyclorhapher Dipteren studiert und dabei eine stufenweise Entwicklung dieser Organe insofern konstatiert, als er bei gewissen Formen eine zweigliedrige »Antenne« (*Syritta*) fand, die an ihrem letzten Glied zwei verschiedenartige Endkörper trägt, während bei anderen Formen (z. B. *Eristalis*) nur noch ein Segment besteht, das schließlich bei *Musca* auch noch schwindet, so daß die Endkörper direkt auf den »Orallobi« des Kopfsegmentes sitzen.

WEISMANN beschrieb die beiden antennalen Organe als »antennales« und »maxillares« Organ und glaubte, daß beide von einem gemeinsamen Nerv innerviert würden. Das dorsal gelegene Organ nennt er Antenne, das ventrale Maxillarpalpus, da das letztere aus der Anlage der Maxille

hervorgeht. Beide Organe sollen lediglich dem Tastsinn dienen. Nun hat sich allgemein bestätigen lassen, daß jedes der beiden Endorgane durch einen besonderen Nerv innerviert wird, selbst bei Formen (*Platychirus scutatus* Keilin 1927), bei denen sie sehr dicht nebeneinander liegen. Daraus folgt also, daß durch die fortschreitende Reduktion des Dipterenkopfes zugleich auch eine dichtere Aneinanderlagerung der cephalen Sinnesorgane stattfindet, daß jedoch die Art der Innervierung des Sinneskomplexes die ehemalige Trennung andeutet.

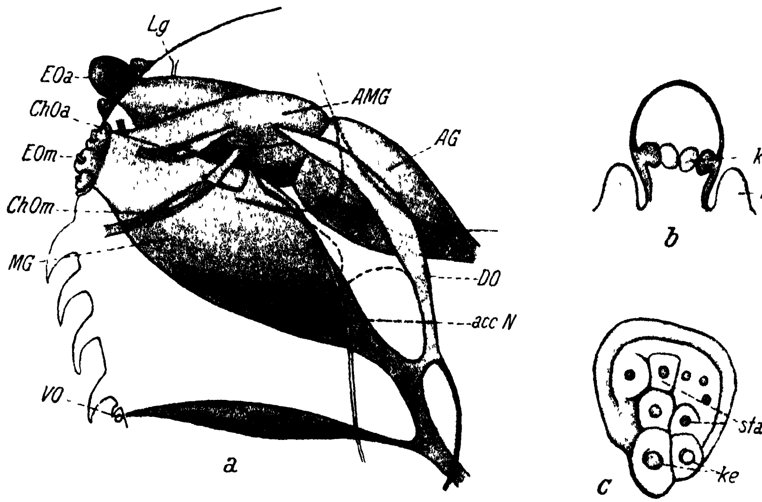


Abb. 32a. Linker Antenno-maxillar Komplex. *AG* antennales Ganglion, *acc.N* accessorischer Nerv, *AMG* Antenno-maxillar-Ganglion, *ChOa* antennales Chordotonalorgan, *ChOm* maxillares Chordotonalorgan, *DO* Anschwellung des Dorsalnervs, *EOa* Endorgan des antennalen Ganglions, *EOm* Endorgane des maxillaren Ganglions, *Lg* Ligament, *MG* maxillares Ganglion, *VO* Ventralorgan. b. Seitenansicht des antennalen Endorgans. *kö* Endköpfchen, *RW* Ringwulst. c. Aufsicht auf das maxillare Endorgan. *ke* Sinneskegel des Antenno-maxillar-Ganglions, *sta* stäbchenförmige Endorgane des maxillaren Ganglions.

Keilin hat den Antennomaxillarkomplex von *Drosophila* bereits zweimal abgebildet, jedoch jedesmal unvollständig, so daß ich nunmehr zu einer nochmaligen Beschreibung dieser Organe übergehe. Der Antennomaxillarkomplex stellt den größten Sinneskomplex der Larve dar. Bei dorsaler Betrachtung erkennt man an dem Vorderrand des Kopfsegmentes zwei große kegelförmige Erweiterungen (Orallobi), auf denen zwei Paare von Sinnesorganen schon bei schwacher Vergrößerung zu erkennen sind (Taf. 4, Abb. 1). Das antennale (eye-like) Organ besteht äußerlich aus einem kugeligen, 9,6 μ hohen chitinösen Endköpfchen (Abb. 32a, *EOa* und 32b). In seinem Innern sind sieben Zäpfchen kreisförmig an der Basis angeordnet. Unter dem Endorgan liegt ein ziemlich großes Ganglion, das äußerlich betrachtet in zwei Ab-

schnitte zerfällt, in einen proximalen und einen distalen. Von dem proximalen Abschnitt geht ein besonderes Ligament (Abb. 32a, *Lg*) nach der Hypodermis. Die äußere Zweiteilung macht sich auch im Innern insofern bemerkbar, als die Kerne in dem proximalen Abschnitt dichter liegen als in dem distalen (Abb. 33c). Man kann große und kleine Kerne unterscheiden. Die größeren Kerne gleichen in ihrer Form und Größe den Ganglienkernen des larvalen Verbundganglions. Im distalen Abschnitt fehlen die Kerne am Vorderende ganz, um zahlreichen Nervenfasern Platz zu lassen, die hier an der Außenwand des Ganglions verlaufen und schließlich in die Zäpfchen des Endkopfes eintreten. Die End-

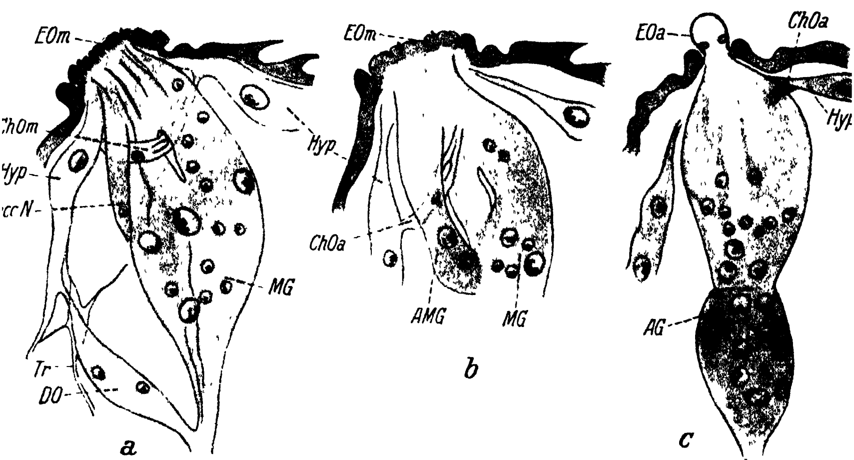


Abb. 33. Aufeinanderfolgende Längsschnitte durch den Antenno-maxillar-Komplex. Abkürzungen wie in Abb. 32a.

fasern lassen in der Mitte einen Kanal frei, der mit dem Innenraum des Kopfes kommuniziert. Mit Hilfe der Silberfärbung konnte nachgewiesen werden, daß die großen Zellen bipolare Ganglienzellen sind. Im distalen Teil treten neben den dünnen Nervenfasern sehr dicke tiefschwarz gefärbte Bänder auf.

Das Maxillarorgan besteht ebenfalls aus einem chitinösen Endapparat (Abb. 32a, *EOm*) und einem darunter liegenden vielzelligen Ganglion. Der Endapparat setzt sich aus einer Anzahl kegel- und kölbchenförmiger Chitingebilde zusammen, von denen jedes auf einem kleinen Basalplättchen steht (Abb. 32c). Zwei der neun Endplättchen treten durch ihre Größe besonders hervor; sie gehören dem sogenannten Antennomaxillarganglion (Abb. 32a, *AMG*) an, das eine Brücke zwischen dem antennalen und maxillaren Ganglion darstellt. Bei *Sarcophaga* sind diese beiden Endorgane des maxillaren Sinnesapparates noch nicht

in die Gruppe der übrigen einbezogen, sondern liegen einzeln abseits. Außer dem eigentlichen maxillaren Ganglion und dem Antennomaxillarganglion tritt noch eine weitere gangliöse Anschwellung an den chitinösen Endapparat heran. Sie stellt das verdickte Ende eines hinzutretenden Nervs dar (Abb. 32a, *acc.N*), der von der Basis des Kopfsegmentes aufsteigt und einem Nebenast des Maxillarnervs entspringt.

Das Maxillarganglion ähnelt in seinem histologischen Aufbau dem Antennalganglion. Sein proximaler Abschnitt enthält große Ganglienzellkerne, in seinem distalen Abschnitt befinden sich dagegen nur wenige kleinere Kerne. Mit Hilfe des CAJALschen Silberverfahrens sind dieselben Elemente wie in dem Antennalganglion festzustellen.

Der vom Unterschlundganglion ausgehende Maxillennerv gabelt sich im Kopf derart auf, daß er einen kleinen Ast in die Nähe des Mundhakens entsendet und als starker Nerv nach oben aufsteigt. Kurz vor seinem Eintritt in das Maxillarganglion gabelt er sich nochmals in drei Äste auf, von denen der mittlere in dem Maxillarganglion endigt. Von den beiden anderen innerviert der ventral abzweigende das von KEILIN (1927) als »ventrales Kopfsinnesorgan« beschriebene Endorgan (Abb. 32, *VO*), der dorsale Nerv erfährt eine gangliöse Anschwellung ohne besonderen Endkörper. Er endigt in der Nähe einer Trachee und wird bisweilen mit ziemlich abweichender Gestalt angetroffen (in Abb. 32a durch Stricheiung angedeutet). Die Aufgabelung dieser drei Nervenäste ist variabel (Kap. I, 4).

In unmittelbarer Nähe des gangliösen Anschwellungen des antennomaxillaren Sinneskomplexes liegen zwei monoscolopale Chordotonalorgane. Auf ihren genaueren Verlauf wurde in Kap. III, 1a eingegangen.

2. Die larvalen Hautsinnesorgane.

Außer den großen antenno-maxillaren Sinnesorganen gibt es noch eine große Anzahl kleiner Sinnesorgane mit chitinösen Endkörperchen, die teils am Außenchitin, teils am chitinösen Innenskelet des Pharynx angetroffen werden. Diese kleinen Organe sind zuerst von KEILIN (1911 und 1915) beschrieben und zum Teil abgebildet worden. Sie haben meistens Tastfunktion, einige sind wahrscheinlich Chemoroceptoren. Sie treten entweder als Stäbchen, Haare, runde Scheibchen oder als Kölbchen auf. Meistens liegen sie zu Organkomplexen vereinigt und werden von einem gemeinsamen Nerv innerviert. Infolge der großen Durchsichtigkeit der jungen *Drosophila*-Larven gelang es alle diese von KEILIN an anderen Insekten beschriebenen Organe wiederzuerkennen.

Die kleinen Hautsinnesorgane der thorakalen und abdominalen Segmente liegen fast alle auf den Flanken und sind in einer Reihe ange-

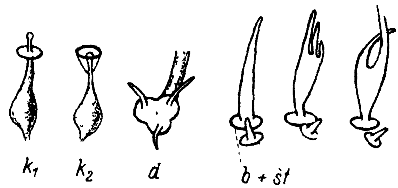


Abb. 34. Hautsinnesorgane der Larve. k_1 Kolbchen, k_2 Kölbchen durch äußeren Druck versenkt. *d* Fußstummelsinnesorgan, *b* + *st* Borste mit Stabchen.

ordnet. Das 1. thorakale, das 2. und 3. thorakale und das 1.–7. abdominale Segment haben eine nur für diese Segmente charakteristische Anordnung der Sinnesorgane (Taf. 4, Abb. 1 und Abb. 34).

Anordnung der Hautsinnesorgane.

1. thorak. Segm.	2. u. 3. thorak. Segm.	1.—7. abd. Segm.
s	b	b
k	s	s
b	s	b + st
b	b	b
H	b	H
	k	s
s s	H	

s = rundes Scheibchen, k = Kölbchen, b = kleine Borste, H = großes Sinneshaar, st = Stäbchen.

Die Fußstummelsinnesorgane (Abb. 34d) sind wahrscheinlich bei allen fußlosen Dipterenlarven anzutreffen. Sie befinden sich auf der Ventralseite der Thorakalsegmente an den Stellen, an denen die Ligamente der imaginalen Fußscheiben am Integument befestigt sind. Jedes Organ besteht aus drei Sinneshaaren, die auf runden Basalplättchen sitzen. Keilin ist davon überzeugt, daß diese Fußstummelsinnesorgane Ersatzorgane sind für die durch die Reduktion der Larvenfüße ausgefallenen Fußsinnesorgane. Für die Richtigkeit der Keilinschen Hypothese spricht die Tatsache, daß dieselben Organe auf den zu warzenförmigen Höckern reduzierten Beinen der Coleopteren *Larinus maculosus* und *Balaninus nucum* zu finden sind.

Auf jeder Seite des letzten Abdominalsegmentes befinden sich sechs warzenförmige Organe (Taf. 4, Abb. 1 und Abb. 35). Die größeren von ihnen sind von Brauer (1883) als Warzen, von Unwin (1907) als »Pseudopods« und von Heeger (1858) bei *Drosophila* als »Fleischzapfen« beschrieben worden. Ein kleineres Paar dieser Organe liegt auf der Dorsalseite der Stigmenhörnchen (Taf. 4, Abb. 1). Die

anderen sind größer und treten mit Ausnahme des am After gelegenen Paares in Gruppen zu zweien auf. Auf jeder Seite bestehen zwei Doppelzapfen (Taf. 4, Abb. 1, c_1, d_1 und c_2, d_2) und auf der Ventralseite ganz hinten ein einzelner Kegel (*e*). Bezüglich der Endkörper dieser Sinneskegel kann man drei Typen unterscheiden: Typ *A* (Abb. 35, A_1 und A_2) besteht aus einem Kegelstumpf mit drei Borstenringen und trägt auf seiner Deckfläche ein Endkörperchen in Form eines Kolbens. Typ A ist in den Kegeln *a*, c_1, c_2 und *e* (vgl. Taf. 4, Abb. 1) vertreten. Typ *B* (Abb. 35, *B*) besteht aus einem kleinen Kegel, der an seiner Spitze drei leichtgekrümmte Chitinborsten trägt. Er kommt in den Kegeln d_1 und d_2 vor. Typ *C* (Abb. 35, *C*) ist nur in dem Sinneskegel *b* vertreten und erscheint als kegelförmige Erhebung, auf deren Spitze zwei oder drei dicht nebeneinanderliegende Haare sitzen.

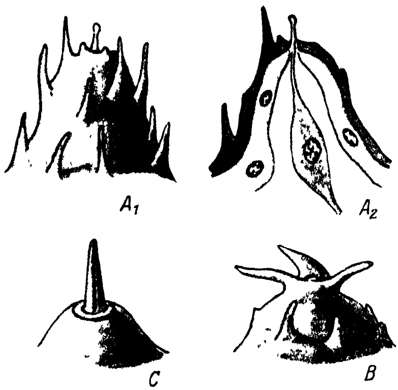


Abb. 35. Sinneskegel am letzten Abdominalsegment der Larve

3. Die Sinnesorgane des Pharynx.

Das »Organ X« wird von Keilin bei *Phora* als »deux petites dépressions circulaires à bords réguliers, très approchées l'une à l'autre« beschrieben. Bei *Drosophila* ist es in derselben Ausbildung vorhanden. Es liegt am Hinterende des Cephalopharyngealskelets (Taf. 4, Abb. 1, *Ox*). Außer bei *Phora* ist es nachgewiesen bei *Aphiochaeta*, *Musca*, *Calliphora* u. a. Das häufige Vorkommen spricht dafür, daß das Organ X eine nicht unbedeutende Rolle spielen muß.

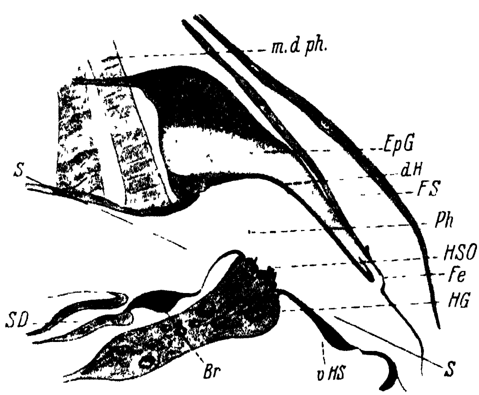


Abb. 36. Langsschnitt durch den vorderen Pharynx der Larve (sagittal). *EpG* Epiphysenganglion, *Fe* kanalformige Durchbohrung der dorsalen Halsspange, *FS* Frontalsack, *HG* Hypophysenganglion, *HSO* Hypophyse, *m d ph.* Musculus dilator pharyngis, *Ph* Pharynx, *SD* Speicheldruse, *d H* dorsale Halsspange, *v HS* ventrale Halsspange, *Br* Brucke des H-Stuckes, *S—S* Schnittrichtung von Abb. 37.

Auf der »ersten ventralen Halsspange«, die einen Teil der chitinösen Aus-

kleidung des Pharynx darstellt, liegt eine Anzahl chitinöser Endorgane. Holmgren (1904) und Keilin (1915) bezeichnen sie als »Hypophyse« (Abb. 36, *HSO* und Abb. 37). Sie besteht aus einer paarigen Gruppe von je vier leicht gekrümmten Stäbchen (Abb. 37, *MS*) und aus zwei größeren kegelförmigen Chitingebilden (Abb. 37, *LS*), die links und rechts in den kreisförmigen Fensterchen der ersten ventralen Halsspange sitzen. Wahrscheinlich kommt diesen Organen chemo- und mechanoreceptorische Funktion zu. Sämtliche Nervenfasern, die an die Hypophyse herantreten, entstammen dem »Hypophysenganglion« (Abb. 36, *HG*), das unter der ersten ventralen Halsspange gelegen ist.

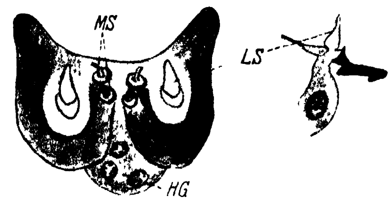


Abb. 37. Sinnesorgane der Hypophyse (Flachschnitt vgl. Abb. 36 *S–S*) *MS* mediane Sinnesorgane, *LS* laterales Sinnesorgan.

Gegenüber der ersten ventralen Halsspange liegt die dorsale Halsspange, die an ihrem Vorderende zwei kanalförmige Durchbrechungen (Abb. 36, *Fe*) aufweist. Es ist sehr wohl möglich, daß hier besondere Sinnesorgane vorliegen, denn dicht hinter der dorsalen Halsspange liegt das paarige »Epiphysenganglion« (Abb. 38, *EpG*). Pantel nennt die dorsale Halsspange »Plaque épipharyngienne« und das auf ihr liegende Ganglion »Bulbe neuro-hypodermique«.

VI. Die übrigen Sinnesorgane der Imago.

1. Die Sinnesorgane der Antennen.

Als eigentliche Tastorgane der Antenne sind die Arista (Taf. 4, Abb. 2, *A*) und die Tastborsten (Abb. 30, *TB*) des Funiculus und Pedicellus zu betrachten. Nach Liebermann (1926) ist die Arista an den Funiculus anzulegen, wobei sie die Öffnung der Riechgrube (s. d.) verschließt. Nach anatomischen Befunden zu urteilen, ist jedoch eine aktive Bewegung der Arista nicht möglich, da eine hierzu notwendige Muskulatur nicht vorhanden ist. In die Arista dringt lediglich ein feiner Nerv ein.

Das an sich unbewegliche dritte Antennenglied (Funiculus) ist als eigentlicher Träger der Geruchsorgane zu betrachten. Barrow (1907) entfernte die Antenne von *Drosophila* bis zum Pedicellus und konstatierte einen Ausfall des Geruchssinnes. Er glaubte das eigentliche Organ in einer blindsackartigen Einstülpung des Funiculus entdeckt zu haben und schreibt darüber: »Ich habe gefunden, das *Drosophila melanogaster* eine große sackförmige Grube am Ende des dritten Antennengliedes hat, die Sinneskegel enthält.« Ein genaueres Studium des Funiculus zeigt

nun, daß die blindsackartige Einstülpung tatsächlich eine sogenannte Riechgrube darstellt, wie sie von anderen Autoren bereits für eine große Anzahl anderer Insekten (Röhler 1905, Liebermann 1926) beschrieben wurde. Graber, der zuerst die Deutung einer solchen Riechgrube versuchte, beschrieb sie als otocystenartiges Organ. Hiergegen wandte sich zuerst Paul Mayer (1879), indem er feststellte, daß kein Otocystenkörper in der Grube zu finden ist und ferner, daß die Sinneskegel auch nicht als Drüsenhaare fungieren können. Seit Mayer sind solche Gruben dann als Riechgruben beschrieben worden. In jedem Funiculus von *Drosophila melanogaster* ist nur eine Riechgrube vorhanden (Abb. 30, *RG*). Die gesamte Innenwand der Riechgrube ist mit den sogenannten Grubenkegeln (*GK*) bedeckt, von denen schätzungsweise 30 -40 in jeder Grube vorhanden sind. Der einzelne Grubenkegel besteht aus einer runden Basalplatte und einem blassen chitinösen Kegel, dessen Spitze keinerlei Öffnung zeigt. Er ist innen hohl und umschließt den distalen Fortsatz einer Sinneszelle. Nach neueren Untersuchungen von Eidmann (1922) ist es erwiesen, daß auch solche geschlossenen Chitinhaare, wie überhaupt dünnes Chitin, eine semipermeable Membran bei osmotischen Vorgängen darstellen.

Neben den Grubenkegeln sind am Funiculus die sogenannten »Flächenkegel« (Liebermann 1926) zu beobachten, die im Gegensatz zu den ersteren auf der Außenfläche des Funiculus zwischen den Sinnes- und Deckhaaren stehen (Abb. 30, *FK*). Sie stellen blasse, an der Spitze leicht gekrümmte Chitinhaare dar. Ob die »Flächenkegel« auch als Geruchsorgane zu deuten sind, läßt sich nicht einwandfrei feststellen aus zweierlei Gründen. Sie befinden sich nur an der Oberfläche des Funiculus und kommen außerdem an den Maxillarpalpen in derselben Ausbildung als Flächenhaare vor (Abb. 49, *FK*), wo sie wahrscheinlich auch chemische Reize durch Berührung (Geschmack) aufnehmen.

An dem Funiculus von *Drosophila* sind damit dreierlei Sinnesorgane zu unterscheiden: Tasthaare (*TB*), Grubenkegel (*GK*) und Flächenkegel (*FK*).

2. Die Chemoreceptoren der Beine.

Da die Imago von *Drosophila* mit besonderer Vorliebe auf Obst lebt und an gärenden Früchten ihre Eier ablegt, war es von Interesse, sie auf die chemoreceptorische Fähigkeit ihrer Beine zu untersuchen, wie eine solche kürzlich von v. Frisch (1927), Minnich (1929) und Weis (1930) an Schmetterlingen und *Calliphora* beschrieben wurde. Barrow (1907) konstatierte bei Versuchen über den Geruchssinn von *Drosophila melanogaster*: »Wenn ein Fuß der Fliege (mit defekter Antenne) das Futter oder einen Tropfen Wasser berührte, wurde sofort das Haustellum

herausgestreckt, und das Tier begann zu fressen. Es ist nicht unmöglich, daß zwei durchsichtige Haare unter den Krallen der Vorderfüße das Aussehen von Sinneshaaren haben und als Organe dienen, die die Futterreaktion zustande kommen lassen.«

Bei den vorliegenden Versuchen kam es in erster Linie darauf an, auf physiologischem Wege das Vorhandensein dieses Sinnes nachzuweisen und dann zu versuchen, den Sitz der Receptoren anatomisch zu bestimmen, da bis heute wohl das Vorhandensein eines »tarsalen Geschmacksorgans« (WEIS 1930) bewiesen, aber seine anatomische Beschaffenheit nicht festgestellt ist.

Zum Zwecke der physiologischen Untersuchung wurden Imagines mehrere Tage auf destilliertem Wasser gehalten. Nach je 24 Stunden wurden einige Tiere mit Äther leicht betäubt und dann mit den Flügeln an kleinen Stäben mit Wachs befestigt. Auf diese Weise konnten sie mit den Beinen in Berührung mit verschiedenen Zuckerkonzentrationen (siehe Tabelle) gebracht werden. Zur Herstellung derselben wurde wie in den Versuchen MINNICHS MERCK-Saccharose puriss. in den Konzentrationen von $^{1}/_{25600}$ bis $^{64}/_{100}$ Mol (0,001%—22%) verwendet. Neben den Saccharoselösungen wurden den Tieren auch Giftstoffe in Lösung dargeboten. Jedoch blieb in diesen Fällen die Rüsselreaktion aus, so daß die Receptoren der Beine tatsächlich Geschmacksfunktion haben müssen und nicht etwa nur auf die osmotischen Werte der betreffenden Lösungen reagieren.

Alle Tiere wurden zuerst an destilliertem Wasser geprüft und dann, mit den niedrigsten Konzentrationen beginnend, allmählich mit den höheren in Berührung gebracht. Am 5. Tage reagierten einige Imagines auf destilliertes Wasser, aber dann nicht mehr, nachdem sie bei einer niederen Saccharosekonzentration reagiert hatten.

MINNICH und WEIS haben nun indirekt bewiesen, daß die durchsichtigen Haare (BARROW) nicht als Receptoren in Frage kommen. Sie konnten erst dann einen Ausfall der Rüsselreaktion feststellen, wenn sämtliche Tarsen oder außerdem ein Teil der Tibia amputiert wurden. Ich untersuchte demzufolge das Chitin der Tarsen sehr genau, konnte aber außer den allgemein vorkommenden Chitinhaaren keine besonderen Organe (Poren, Flächenkegel usw.) feststellen.

3. Die kuppelförmigen Sinnesorgane.

Die bekanntesten dieser Organe sind die auf den sogenannten Papillenfeldern der Halteren und an der Basis der Flügel auftretenden Sinnesorgane. Nach DEMOLL (1917) reagieren sie auf Druck, Zug oder Durchbiegung des Chitins.

Zahl der Hunger-tage	No.	Sex.	1/25600	1/12800	1/6400	1/3200	1/1600	1/800	1/400	1/200	1/100	2/100	4/100	8/100	16/100	32/100 Mol.
			Konzentration der Saccharose													
1	1	♀	–	–	–	–	–	–	–	–	±	+	+	+	+	+
	2	♂	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+
	3	♂	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+
	4	♀	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	-	+	+	+
	5	♂	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+
	6	♀	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+
	7	♀	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+
	8	♀	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+
	9	♂	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	10	♂	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+
2	1	♀	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+
	2	♀	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+
	3	♀	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	4	♀	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+
	5	♂	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	6	♂	–	–	–	–	–	–	±	+	+	+	+	+	+	+
	7	♀	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+
	8	♂	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–	+	+	+	+
	9	♀	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+
	10	♀	–	–	–	–	–	–	–	-	+	+	+	+	+	+
	1	♀	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	2	♀	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	3	♀	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	4	♀	–	–	–	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

3	5	♀	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	6	♀	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	7	♀	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+
	8	♀	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	9	♂	−	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+
	10	♀	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+
	11	♂	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	+
	12	♂	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	13	♂	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+
	14	♀	−	−	−	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	15	♂	−	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+
	16	♂	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	17	♀	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+
4	1	♂	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+
	2	♂	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	3	♂	−	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+
	4	♂	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+
	5	♂	−	−	−	−	+	+	+	+	−	+	+	+	+	+
	6	♂	−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+
	7	♀	−	−	−	−	−	+	−	+	+	+	+	+	+	+
5	1	♀	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	2	♀	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	3	♀	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	4	♀	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	5	♀	−	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	6	♀	−	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	7	♀	±	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

+ = Reaktion, − = keine Reaktion, ± = geringe Reaktion

a) Die Halteren.

Die Halterenorgane von *Drosophila* sind wie bei *Calliphora* zu drei Papillenfeldern angeordnet. Es gibt ein dorsales, ein ventrales (beide am distalen Abschnitt der Halterenbasis) und ein basales (am proximalen Abschnitt) Papillenfeld. Die Papillen der ventralen und dorsalen Platte sind in sieben bzw. neun Reihen angeordnet und bestehen aus einfachen Hervorwölbungen des Chitins, in die die etwas modifizierte distale Faser bipolarer Sinneszellen hineinragt (Abb. 29b). Die Papillen des basalen Feldes sind in fünf Längsreihen angeordnet. In der Nähe der proximalen Insertionsstelle des kleinen Halteren-Chordotonalorganes befinden sich die sogenannten Hickschen Papillen. Sie bestehen aus kugeligen Kappen, die in das Chitin der Haltere versenkt sind und an ihrem oberen Ende einen sehr kleinen stark färbbaren Ring tragen, an dem der distale Fortsatz der zugehörigen Sinneszelle anheftet.

b) Die Flügel.

Die kuppelförmigen Organe von *Drosophila* sind von McEwen (1918) beschrieben worden, der sie auf etwaige Lichtempfindlichkeit untersuchte. Sie befinden sich teilweise in Gruppen, teilweise auf den Flügeladern zerstreut und wölben sich als blasse chitinöse Kuppeln aus dem übrigen Chitin hervor (Taf. 4, Abb. 4). Am dichtesten liegen die kuppelförmigen Organe an der Basis der Radialader (Abb. 27). Man kann verschiedene Gruppen unterscheiden, die bisweilen in der Anzahl der Papillen variieren. Es ist:

1. die über den Sinneszellen des Chordotonalorgans liegende Gruppe von vier in einer Reihe angeordneten Organen,
2. eine Gruppe von fünf bis sechs im Kreis angeordneten Organen,
3. eine große Gruppe, die ebenfalls noch im ersten Abschnitt (Remigium) der Radialader liegt,
4. die kuppelförmigen Organe zwischen der ersten und zweiten Ringwand (Taf. 4, Abb. 4 und Abb. 27, r_1, r_2).

Außer diesen in Gruppen stehenden Organen gibt es noch vereinzeilte auf der Flügelfläche: ein Organ in der Nähe der Auxiliarader (Taf. 4, Abb. 4, *Aux.A*), zwei an der Costa, vier in fast gleichen Abständen auf der dritten Längsader und ein Organ auf der Querader zwischen der dritten und vierten Längsader.

Außer den erwähnten kuppelförmigen Organen gibt es eine Reihe kleinerer kuppelförmiger Organe, deren Funktion unbekannt ist. Sie befinden sich am Fulcrum und Labrum (siehe unten). Vielleicht ist auch das obengenannte »Organ X« (Kap. V, 3) hierzu zu rechnen.

4. Das Prosternalorgan.

An der Vorderwand des Prothorax befindet sich rechts und links ein aus ziemlich langen Chitinhaaren bestehendes Sinnesorgan. Es wurde von LOWNE bei *Calliphora* als Prosternalorgan beschrieben. Die Sinneshaare stehen auf einer kleinen Platte zusammen und werden von einem besonderen Nerv mit gangliöser Anschwellung innerviert (Abb. 13, *Pro*). Jedes Sinneshaar steht auf einem relativ großen Basalkegel, in den es beweglich eingelenkt ist. Wahrscheinlich werden die Bewegungen des Kopfes durch das Prosternalorgan kontrolliert.

Eine gewisse Parallelerscheinung zu dem Prosternalorgan ist in den Borstenplatten des Trochanter und Femur zu erblicken. Beide Beinglieder besitzen ein gewisses Areal, das mit kleinen Borsten besetzt ist (Taf. 9, Abb. 4), die von einem peripheren Ganglion innerviert werden. Das Ganglion seinerseits ist mit dem Thorakalganglion durch den Beinnerv verbunden. Betreffs der funktionellen Deutung dieser Borstenplatten sei auf BUDDENBROCK (1924/1928, S. 104) hingewiesen: »Bei den Arthropoden wird den in der Nähe der Gelenke befindlichen Borstenhaaren die Bedeutung zugesprochen, das Tier über die jeweilige Stellung der Einzelglieder des Beines zu unterrichten.«

5. Die Sinnesorgane des Rüssels.

a) Labellen.

Geschmacksborsten.

Der distale Abschnitt des Rüssels, besonders die Region der Labellen, ist mit einer großen Anzahl von Sinneshaaren versehen. Es handelt sich in der Hauptsache um Tasthaare und um die »Drüsenborsten« (KRAEPELIN 1883) am Rande der Labellen. Zu jeder »Drüsenborste«, der LOWNE, HEWITT und GRAHAM-SMITH (1930) Geschmacksfunktion zuschreiben (gustatory seta), gehört ein »vielkerniges« Ganglion, dessen distaler Abschnitt ein drüsenartiges Aussehen hat (Taf. 4, Abb. 2 und Abb. 38). Wahrscheinlich handelt es sich um eine vakuolenartige Bildung, die in ihrer Mitte von einem Nerv durchlaufen wird. Leider ist *Drosophila* nicht das geeignete Objekt, die Frage nach der Funktion dieser Borsten zu lösen, so daß hier nur der Vermutung Ausdruck gegeben werden soll, daß es sich wahrscheinlich um Tasthaare besonderer Art handelt.

Geschmackspapillen.

Die Geschmackspapillen sind spezifische Chemoreceptoren der Labellen (GRAHAM-SMITH 1930). Sie sind bei *Drosophila* in derselben Form

vorhanden wie bei *Calliphora*, variieren jedoch sehr in ihrer Anzahl und sind etwas anders angeordnet. Zwischen je zwei »Pseudotracheen« (Abb. 38) findet man zwei bis sieben Papillen. Fast regelmäßig am Ende einer Pseudotrachee befindet sich eine größere Geschmackspapille, die sich von den übrigen durch ihren mehr kegeligen Halsteil unterscheidet.

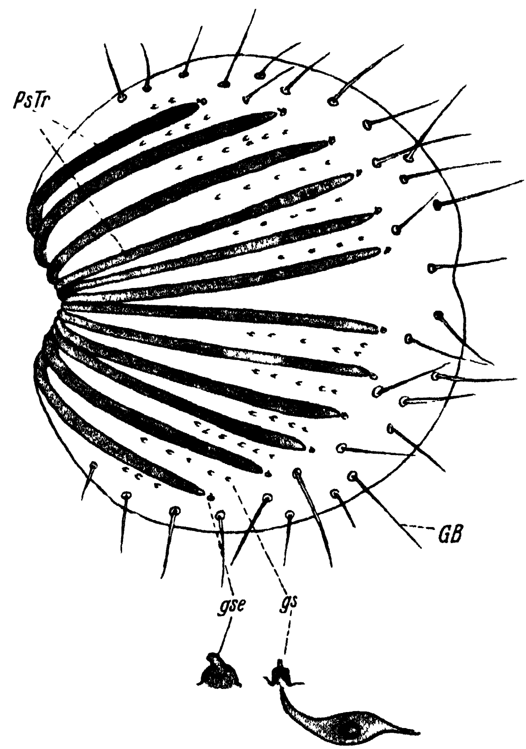


Abb. 38. Aufsicht auf die entfalteten Labellen *GB* Geschmacksborste, *gs* Geschmackspapille *gse* endständige Geschmackspapille, *PsTr* Pseudotrachee

In der Ruhehaltung des Rüssels werden die Labellen so zusammen geklappt, daß die Pseudotracheen nach innen zu liegen kommen und nur noch die Randwülste mit den Geschmacksborsten nach außen liegen. Die Sinnesorgane zwischen den Pseudotracheen werden also nur im Augenblick der Entfaltung der Labellen nach außen stehen. Hieraus darf gefolgert werden, daß die Geschmackspapillen Organe des chemischen Berührungssinnes (Geschmack) darstellen.

b) Die Sinnesorgane der Maxillarpalpen.

Die Maxillarpalpen von *Drosophila* tragen auf ihrer Oberfläche dieselben Chitingebilde wie die dritten Antennenglieder (Funiculus). Neben Deck- und Tasthaaren finden sich sehr dünnwandige, an ihrer

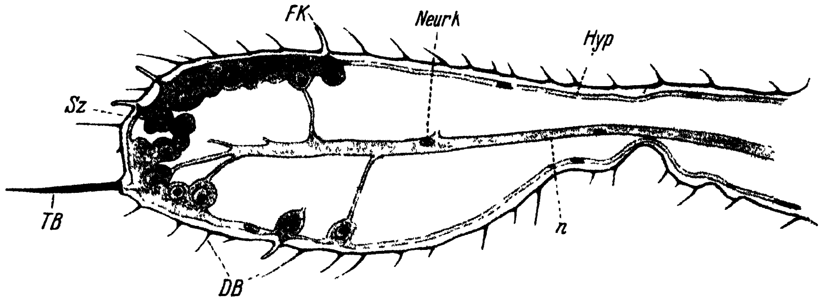


Abb. 39. Langsschnitt durch den Palpus maxillaris *DB* Deckborste, *FK* Flachenkegel, *TB* Tastborste, *n* Nerv, *Neur.K* Neurilemmkern.

Spitze leicht gekrümmte Sinneshaare, die den »Flächenkegeln« der Antenne in ihrer Form und wahrscheinlich auch in der Funktion gleichen (Abb. 39, *FK*). Die Tasthaare und die Flachenkegel werden durch besondere Sinneszellen innerviert, die mit dem Palpennerv in Verbindung stehen. Der Palpennerv ist ein Nebenast des Labialnervs (Taf. 4, Abb. 2).

c) Die Sinnesorgane des Fulcrum.

Der chitinöse Pharynx der Imago ist wie der der Larve mit Sinnesorganen versehen, die teils als Mechano- teils als Chemoreceptoren fungieren.

Von jedem Pharyngealnerv geht ein größerer Seitennerv ab und endet in einer gangliösen Anschwellung auf dem unteren Fulcrumboden, in dem die paarigen Fulcralorgane liegen (Taf. 4, Abb. 2). Unter jedem der Ganglien ist das Chitin von fünf Kanälchen durchbrochen, die gegen den Innenraum des Pharynx durch blasse Chitinhäutchen verschlossen sind. Jedes Kanälchen erweitert sich im homogen chitinösen Fulcrum zu trichterartigen Gruben, in die die distalen Nervenfäden der Sinneszellen des Fulcralganglions eintreten (Abb. 40).

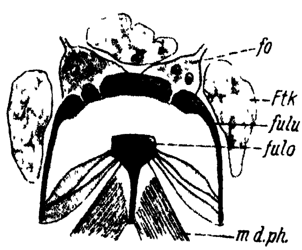


Abb. 40. Querschnitt durch das Fulcrum und das Fulcralorgan

Als zweite Art von Sinnesorganen des Fulcrum sind die sogenannten Reusenhaare des oberen Fulcrumbodens zu betrachten (Frey 1921). Sie haben neben ihrer Reusenwirkung die Funktion von Mechanoreceptoren,

wie die an der Basis eines jeden Haares befindliche Ganglienzelle beweist (Taf. 4, Abb. 2, *RH*). Die Ganglienzellen stehen mit dem akzessorischen Pharyngealnerv in Verbindung.

d) Die Sinnesorgane des Labrum.

Nach Frey (1921) wird die bei den Musciden auf der Dorsalseite des Pharynx gelegene hohle Chitinleiste mit dem Labrum homologisiert (Taf. 4, Abb. 2, *labr*). Dieses Labrum trägt bei *Drosophila* an seinen inneren Rändern und auf der unteren Wand, die das Dach des Pharynx bildet, eine Anzahl sehr kleiner Sinnesorgane. Die randständigen Organe (Abb. 41, *lat.SO*) sind kleine Härchen auf cylindrischen Basalteilen, die mittleren Sinnesorgane (*med.SO*) bestehen aus runden Chitinscheibchen, die sich teilweise aus dem dickeren Chitin des Labrum hervorwölben. Letzere sind symmetrisch zur Medianlinie angeordnet. Man findet zwei große und sechs kleine Endorgane, die in der Lage zueinander variieren. In dem Hohlraum des Labrum befindet sich eine gangliöse Anschwellung des akzessorischen Pharyngealnervs (Ramus labralis nervi pharyngealis), durch die die Sinnesorgane innerviert werden. An der Spitze des Labrum befinden sich vier kleine Erhebungen, die ebenfalls als Sinnesorgane zu betrachten sind (*ant.SO*).



Abb. 41. Aufsicht auf das Labrum von unten. *ant.SO.* vorderes Sinnesorgan, *lat.SO.* laterales Sinnesorgan, *med SO* mittlere Sinnesorgane, *Hyph* Hypopharynx.

6. Die Ocellen.

Die Ocellen von *Drosophila* sind von Bozler (1926) im Zusammenhang mit der Frage nach der Funktion der Stirnaugen der Insekten untersucht worden. Bozler gibt leider nur ein mikrophotographisches Bild eines fehlerhaften Präparates, so daß an dieser Stelle nochmals auf den Bau der Ocellen eingegangen werden soll.

Die Ocellen sind in Dreizahl vorhanden. Sie bilden ein Dreieck, dessen Spitze frontal und dessen Basis caudal gelegen ist. Zwischen der frontalen Ocelle und jeder der beiden anderen befindet sich eine kräftige Borste (ocellar bristle), die von einem feinen Nerv (N. tegumentalis) innerviert wird. Wie von Bozler beobachtet wurde, sind an der Ocelle folgende Teile zu unterscheiden: Die Cornealinse, die corneagene Zellschicht (Glaskörper nach Redikorzew 1907), die praeretinale Membran und die Retinazellschicht. Die praeretinale Membran ist nur schwer zu erkennen. Der von Bozler zwischen den Corneagenzellen und der

Stäbchenregion gefundene »Spaltraum« ist lediglich als ein Kunstprodukt der Fixierung zu betrachten. Die Abb. 42 ist nach einem leichtgefärbten Präparat (Heidenhain-Hämatoxylin) unter Zuhilfenahme einer Ölimmersion gemacht.

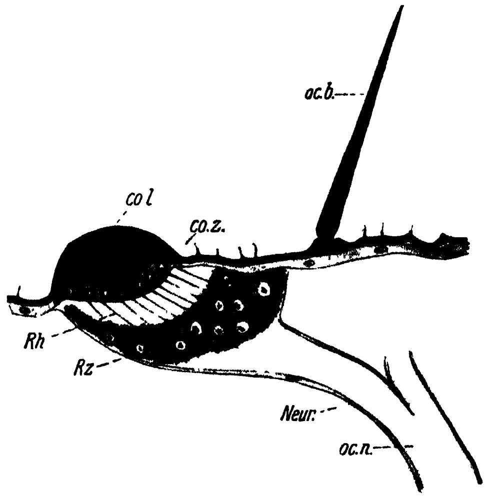


Abb 42 Ocelle. *co l.* Cornealinse, *co z.* Corneagenzellen, *Rh.* Rhabdomer, *Rz* Retinazellen, *Neur.* Neurilemm, *Oc.n.* Ocellarnerv.

Die Säulengestalt der Corneagenzellen sowie die Kerne dieser Zellen sind gut zu erkennen. Die Rhabdomeren (*Rh*) erscheinen als stärker gefärbte Streifen und sind bis in die Region der Retinakerne zu verfolgen. Sie umschließen die distalen Enden der Retinazellen vollständig und bilden im Querschnitt ein Maschenwerk.

Jede Ocelle hat einen eigenen Nerv, der sich kurz unter der Stirn von dem unpaaren Ocellarnerv abgabelt. Das Pigment der Ocellen befindet sich in fein verteilten Granula innerhalb der Retinazelle, besonders in der Nähe der Kerne. Bei der Mutante *white* fehlt das Pigment.

7. Die Komplexaugen.

Das Komplexauge der normalen Fliege wurde bereits von Richards und Furrow (1925) sowie von Johannsen (1924) im Zusammenhang mit Untersuchungen an Augenmutanten beschrieben. Richards und Furrow stellten bei *eyeless* einen Ausfall des äußeren Augenganglions fest. Johannsen untersuchte die Ausbildung des äußeren optischen Apparates verschiedener Augenmutanten. Schließlich lieferte noch Krafka (1923) eine Arbeit über die Entwicklung und die Histologie des Auges bei *normal* und einigen *bar-eyed*-Mutanten. Außerdem findet das Komplexauge von *Drosophila* in einer großen Reihe variationsstatistischer Untersuchungen Erwähnung (May 1917, Tice 1914, Zeleny-Mattoon 1915, Zeleny 1917, Seyster 1919 u. a.).

Das Auge von *Drosophila* ist vom Bau des pseudoconen Insektenauges. An Stelle des Kristallkegels befindet sich unter der Cornea eine flüssige, bzw. halbflüssige Masse, die dieselbe Funktion wie der Kristallkegel hat.

Das Komplexauge der normalen Fliege setzt sich aus 680—700 Ommatidien zusammen. Die Länge des einzelnen Ommatidium schwankt zwischen 100 und 125 μ. An der Stelle, an der je drei Facetten zusammenstoßen, befindet sich eine Borste. Bei den Mutanten *spineless-glass* und *Star* sind die Borsten unregelmäßig angeordnet. Ob es sich bei diesen Borsten um Sinneshaare oder lediglich um eine Schutzeinrichtung in Form von einfachen Chitinborsten handelt, konnte nicht einwandfrei festgestellt werden. Doch ist bisweilen an der Basis ein Zellkern zu finden, der einer Sinneszelle angehören kann. Nach JOHANNSEN (1893) sind die »Cuticularhaare« (*Vanessa*) Ausscheidungen besonderer, zwischen den Ommatidien zerstreut stehender Zellen.

Die Cornealinse ist sechskantig, nach außen konvex und nach innen konkav. Sie hat einen größten Durchmesser von 16 μ. Unter der Cornea sitzt der Pseudoconus. Er besteht aus vier drüsigen Zellen, deren Inhalt bei der Fixierung stark gerinnt, so daß die Zellen als vier schmale schlauchföımige Gebilde zu erkennen sind (GRENACHER 1879, S. 90: »... vier ganz zarte blasse Stränge, die von den Kristallzellen nach der Corneafacette hinstreben ...«). Im lebenden Zustand füllt der Pseudocous einen von den Hauptpigmentzellen (Pigmentzellen erster Ordnung) gebildeten kegeligen Becher aus, an dessen Basis die vier Pseudoconuszellen liegen (Abb. 43a und c, *Pz*). Mitten zwischen den Pseudoconuszellen liegen die distalen Enden der Rhabdomeren. Auf einem Querschnitt in dieser Höhe kann man erkennen, daß ein Rhabdomer in der Mitte liegt und sechs weitere um dieses herum gruppiert sind (Abb. 43c, *Rh*). Proximal treten die Rhabdomeren am fixierten Objekt in der Höhe der Retinulazellkerne (*Rz*) auseinander und vereinigen sich wieder an der Basalmembran (*Bas.m.*). Sehr wahrscheinlich ist der in der Mitte entstehende Hohlraum als Fixierungsprodukt zu betrachten und wird durch die Coagulation des Plasmas der Retinulazellen hervorgebracht (Abb. 43a, d und e). Am lebenden Tier sind dagegen die Rhabdomeren zu einem Rhabdom aneinander gelegt, wie die Anordnung am distalen Ende zeigt.

Nach JOHANNSEN (1924) können die Retinulazellen und die Rhabdomeren bei Augenmutanten große Abänderungen erfahren. So fehlen z. B. bei *spineless-glass* die Rhabdomeren vollständig und die Retinulazellen sind unregelmäßige längliche Zellen. Bei *glaze* dringen die Rhabdomeren proximal durch die Basalmembran hindurch.

In den Arbeiten von JOHANNSEN, RICHARDS-FURROW und KRAFKA sind in den schematischen Abbildungen der Ommatidien jeweils an der Basis zwei Kerne eingetragen. Von JOHANNSEN wurden sie direkt als

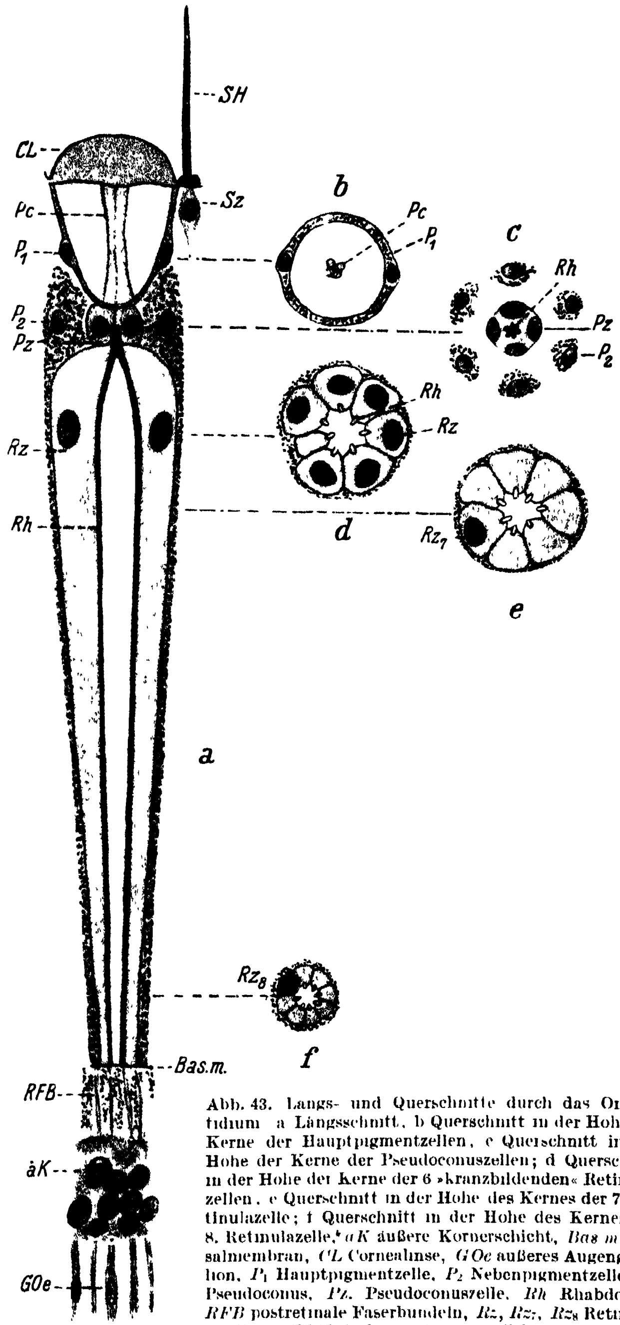


Abb. 43. Längs- und Querschnitte durch das Ommatidium a Längsschnitt, b Querschnitt in der Höhe der Kerne der Hauptpigmentzellen, c Querschnitt in der Höhe der Kerne der Pseudoconuszellen; d Querschnitt in der Höhe der Kerne der 6 »kranzbildenden« Retinulazellen, e Querschnitt in der Höhe des Kernes der 7. Retinulazelle; f Querschnitt in der Höhe des Kernes der 8. Retinulazelle, *aK* äußere Körnerschicht, *Bas m.* Basalmembran, *CL* Cornealinse, *GOe* äußeres Augenganglion, P_1 Hauptpigmentzelle, P_2 Nebenpigmentzelle, *Pc* Pseudoconus, *Pz* Pseudoconuszelle, *Rh* Rhabdomer, *RFB* postretinale Faserbündeln, *Rz*, Rz_7, Rz_8 Retinulazellen, *SH* Chitinhaar, *Sz* vermutliche Sinneszelle.

Basalpigmentzellkerne bezeichnet. Bei den übrigen Autoren hat es ebenfalls den Anschein, als ob diese Kerne als die Retinapigmentzellkerne betrachtet wurden. Indessen lehrt ein genaueres Studium der Querschnitte durch die Ommatidien, daß jedem Ommatidium nur ein solcher Kern zugehört und daß er größer als die Pigmentzellkerne ist (Abb. 43f). Außerdem liegt er fest in dem Verband der Retinulazellen, woraus folgt, daß dieser Kern der von DIETRICH (1908) bei Dipteren zuerst beschriebene achte Retinulazellkern ist.

Wie schon durch die Lage der Rhabdomeren zueinander angedeutet ist, nimmt die siebente Retinulazelle eine Sonderstellung ein. Auf Längsschnitten durch das Rhabdom findet man die Kerne der sechs gleichmäßig ausgebildeten (»kranzbildenden«) Retinulazellen in einer Höhe, während der Kern der siebenten etwas weiter basal verlagert ist (Abb. 16 und 43). Der Kern der achten Zelle befindet sich an der Basis ein wenig oberhalb der Basalmembran. Wie schon DIETRICH darauf hingewiesen hat, ist auch bei *Drosophila* die siebente und achte Retinulazelle in allen Ommatidien gleichmäßig orientiert, so daß auf Querschnitten ein regelmäßiges Mosaik entsteht.

Aus der starken Reduktion der achten Retinulazelle darf geschlossen werden, daß diese funktionslos geworden ist, während der siebenten Retinulazelle entsprechend ihrer abweichenden Lage eine besondere Funktion zukommt. Auf Grund der Beobachtungen von CAJAL und SANCHEZ (1915) und von HANSTRÖM (1927) scheint diese Vermutung zu Recht zu bestehen. CAJAL-SANCHEZ (1915) und SANCHEZ (1920) zeigten, daß viele Insekten zweierlei Sehzellenfortsätze im äußeren Augenganglion besitzen: kurze und lange Sehfasern. Auf Grund seiner Studien an Tiefseekrabben schließt nun HANSTRÖM (1927), daß die langen Fasern, von denen er annimmt, daß sie bei den Dipteren zu der siebenten Retinulazelle gehören, das Farbensehen vermitteln, während durch die kurzen Fasern (zu den sechs »kranzbildenden« Zellen gehörig) das Dämmerungssehen zustande kommt.

Um den Verlauf der Fasern bei *Drosophila* zu untersuchen, habe ich die von RAMON Y CAJAL angegebene Silberfärbung angewendet, und es gelang, die von RAMON Y CAJAL und SANCHEZ (1915) bei *Calliphora* beschriebenen Elemente des äußeren Augenganglions in derselben Anordnung zu finden (Abb. 17). Auf Schnitten, die quer zu dem Verlauf der Neurommatidien (vgl. Kap. II, 1a) gerichtet waren, konnte festgestellt werden, daß sich das Neurommatidium aus sechs kreisförmig angeordneten Faserbündeln zusammensetzt, deren Fasern aus den sechs »kranzbildenden« Retinulazellen stammen. Auf Längsschnitten sind die

dünneren langen Sehfasern zwischen den Neurommatidien zu entdecken. Besondere, zu den achten Retinulazellen gehörige Fasern konnten nicht gefunden werden.

Die obenerwähnten Basalpigmentzellen (Retinapigment) hat schon DIETRICH (1908) bei *Calliphora* vergeblich gesucht. Er schreibt darüber (S. 471): »Ob das Retinapigment von besonderen Zellen geliefert wird, ließ sich nicht entscheiden. Der Anordnung nach scheint es der Fall zu sein, obgleich Kerne, die diesen Zellen zugehören könnten, nicht festzustellen waren.« Bei der normaläugigen *Drosophila* hat es den Anschein, als ob das gesamte die Ommatidien umhüllende Pigment nur den Nebenpigmentzellen angehöre und bei der Mutante *white*, der das rote bzw. gelbe Pigment fehlt, konnte einwandfrei festgestellt werden, daß Kerne besonderer Pigmentzellen nicht vorhanden sind. Ein weiteres Vorkommen des Retinapigmentes ist zwischen den Retinafaserbündeln (Abb. 58a, *RFB*) festzustellen. Dieses Pigment ist von dem obengenannten Retinapigment durch die Basalmembran getrennt.

JOHANNSEN (1924) beschreibt das Augenpigment von *Drosophila* (*normal*) als ein Gemisch von einem purpurroten und ockergelben Farbstoff, der sich in Form von Granula innerhalb der Pigmentzellen befindet. Je nach der Verteilung dieser beiden Farbstoffe ist die Augenfarbe der »*eye-color*-Mutanten« verschieden.

Zufällig machte MORGAN (1930) eine Entdeckung, die über das physiologische Verhalten des Augenpigments Aufschluß geben kann. Es zeigte sich, wie eigene Versuche bestätigen, daß das Augenpigment, wenn es an Larven verfüttert wird, auf dem Wege über die Hämolymphe in den Zellen der MALPIGHIschen Gefaße in Form von Granula gespeichert wird. Es verhält sich also wie ein körperfremder verfütterter Farbstoff. Nach der Metamorphose findet man das Pigment wieder in den imaginalen MALPIGHIschen Gefäßen vor.

Die chemische Beschaffenheit des Augenpigmentes ist leider noch wenig erforscht. Die rote Farbe läßt auf ein Karotinoid schließen, und da das Vorkommen der Karotinoide auch bei karotinfreier Nahrung im Insektenkörper nachzuweisen ist (MEYER 1930), liegt dieser Schluß besonders nahe. Bekanntlich können aber auch Melanine eine Rotfärbung bewirken (OPPENHEIMER 1924), wobei dann das Melanin auf irgendeiner Entwicklungsstufe gehemmt wurde. Leider zeigten nun meine chemisch-physiologischen Untersuchungen kein befriedigendes Ergebnis. Das Verhalten gegenüber verschiedenen chemischen Reagentien war folgendermaßen:

in Aceton unlöslich,
» Chloroform unlöslich.
» Benzol unlöslich,
» absolutem Alkohol unlöslich,
» Salpetersäure nach Zusatz von Säure-Alkohol löslich,
» Schwefelsäure bei Erwärmung löslich,
» Salzsäure löslich.

Die Unlöslichkeit in Aceton, Chloroform und Benzol spricht dafür, daß es sich nicht um ein Karotin handelt. Hieraus darf jedoch nicht geschlossen werden, daß ein Melanin vorliegt, denn als solches dürfte es nicht in Salzsäure löslich sein.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Das Nervensystem der Larve und Imago von *Drosophila melanogaster* wird eingehend dargestellt.

2. Das larvale »Verbundganglion« unterliegt, entgegen der bisher herrschenden Anschauung, einer vollständigen Metamorphose.

3. Die Aufgabelungsweise des Maxillarnerven der Larve wird auf ihre Variabilität untersucht. Es handelt sich hierbei um nichterbliche Modifikation.

4. Die Larve von *Drosophila* enthält nicht weniger als 90 selbständige Chordotonalorgane (einzelne Scolopidien bzw. Scoloparien) mit insgesamt 170 Stiftchen.

5. Bezüglich der Funktion der Chordotonalorgane der Larve konnte festgestellt werden, daß ihre Spannung außer durch inneren und äußeren Druck auch durch Muskelbewegung direkt und indirekt beeinflußt wird.

6. Die Stiftzahl eines Scoloparium ist nicht absolut konstant. Die häufigsten Abweichungen sind vier Stifte in den triscolopalen und sechs Stifte in den pentascolopalen Chordotonalorganen. Die Vierzahl der Stifte tritt bei dem Stamm *quintuple* (5 ple) im Vergleich zu anderen untersuchten Rassen seltener auf (5,8% gegenüber 12,1% bei *normal*, 18,2% bei *white*, 11,5% bei *black*). Diese geringe Variabilität ist offenbar eine erbliche Rasseneigenschaft.

7. Die Verästelung der mesothorakalen Dorsalnerven der Imago wird auf ihre Variabilität untersucht.

8. Die Imago besitzt außer den bei den Muscidenimagines bisher bekannten Chrodotonalorganen (Thorax, Flügelbasis, Halteren) große Scoloparien in allen Femora.

9. Das JOHNSTONsche Organ von *Drosophila* ist (aus morphologischen Gründen) geeignet, als statisches Organ zu fungieren.

10. *Drosophila* besitzt Chemoreceptoren in den Beinen.

11. Die »Flächenkegel« der Antenne sind auch auf den Maxillarpalpen vorhanden.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. O. ZUR STRASSEN, für die Stellung des Themas, die Leitung der Arbeit sowie für die vielen Anregungen und Literaturhinweise meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Ferner schulde ich großen Dank dem verstorbenen Herrn Prof. Dr. G. WÜLKER für das Interesse, das er mir bei der Abfassung der Arbeit entgegenbrachte, und den Assistenten des zoologischen Institutes, Herrn Priv.-Doz. Dr. W. KUHL und Herrn Dr. P. E. RIETSCHEL, für ihr freundliches Entgegenkommen und manchen technischen Ratschlag.

Literaturverzeichnis.

ALPATOV, W. W., 1928/1929: Groth and variation of the larvae of Drosophila melanogaster. Journ. of exp. Zool. 52.

BARROW, W. M., 1907: The reactions of the Pomace-fly (Dros. melanogaster) to odorous substances. Journ. of exp. Zoöl. 4.

BAUER, V., 1904: Zur Metamorphose des Centralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb. Anat. 20.

BECKER, R., 1910: Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven. Zool. Jahrb. Anat. 29.

BEIER, M., 1928: Vergleichende Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Coleopterenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. 130.

BERGER, 1878: Über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. d. zool. Inst. Wien-Triest. 1.

BERLESE, A., 1909: Gli insetti. Milano.

BÖTTGER, O., 1910: Das Gehirn eines niederen Insekts (Lepisma sacch.). Jen. Zeitschr. f. Nat. 46.

BOZLER, E., 1926: Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirnaugen der Insekten. Zeitschr. f. vergl. Physiologie. 3.

BRANDT, E., 1882: Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Dipterenlarven. Zool. Anz. 5.

BRETSCHNEIDER, F., 1913: Der Zentralkörper und die pilzhutförmigen Körper im Gehirn der Insekten. Zool Anz. 41.

— 1914: Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers. Jen. Zeitschr. f. Nat. 52.

— 1914: Über die Gehirne des Goldkäfers und des Lederlaufkäfers. Zool. Anz. 43.

— 1915: Neuere Untersuchungen am Gehirn der Insekten. Nat. Wochenschr. 30.

— 1924: Über das Gehirn eines Bärenspinners. Jen. Zeitschr. f. Nat. 60.

BUDDENBROCK, W. VON, 1919: Die vermutliche Lösung der Halterenfrage. PFLÜGERS Arch. f. ges. Phys. 175.

— 1924/1928: Grundriß der vergleichenden Physiologie. Erster Teil. Berlin.

CHEN, TSE-YIN, 1929: On the development of the imaginal buds in normal and mutant Drosophila. Journ. Morph. 47.

CHILD, C. M., 1894: Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 58.

— 1894: Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zool. Anz. 17.

CIACCIO, M. G. V., 1876: De l'oeil des Diptères. Journ. de Zool. Paris. 5.

CORNELI, W., 1924: Von dem Aufbau des Sehorganes der Blattwespenlarven und der Entwicklung des Netzauges. Zool. Jahrb. Anat. 46.

CUCCATI, I., 1888: Über die Organisation des Gehirns von Somomya erythrocephala. Zeitschr. f. wiss. Zool. 46.

CUÉNOT et MERCIER, 1923: Les muscles du vol des mutants alaires des Drosophiles (Drosophila melanogaster). C. rend. Acad. Sc. Paris. 176.

DEMOLL, R., 1917: Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig.

DIETRICH, W., 1908: Die Facettenaugen der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 92.

DOBZHANDSKY, TH., 1924: Über den Bau des Geschlechtsapparates einiger Mutanten von Drosophila melanogaster. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. 34.

EGGERS, F., 1923: Über Korrelation in der Ausbildung der Flugel und der Tympanalorgane bei Insekten. Verh. deutsch. Zool. Ges. 28.

— 1923: Ergebnisse der Untersuchungen am JOHNSTONschen Organ und ihre Bedeutung fur die allgemeine Beurteilung der stiftfuhrenden Sinnesorgane. Zool. Anz. 57.

— 1924: Zur Kenntnis der antennalen stiftfuhrenden Organe der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Biol., Serie A. 2.

— 1926: Die mutmaßliche Funktion des JOHNSTONschen Sinnesorgans bei Gyrinus. Zool. Anz. 68.

— 1928: Die stiftfuhrenden Sinnesorgane. Zool. Bausteine II, 1. Berlin.

EIDMANN, H., 1922: Die Durchlassigkeit des Chitins bei osmotischen Vorgangen. Biol.Zentralbl. 42.

ERHARDT, E., 1916: Zur Kenntnis der Innervierung und der Sinnesorgane der Flugel der Insekten. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. 39.

ESCHERISCH, K., 1902: Zur Entwicklung des Nervensystems der Musciden mit besonderer Berucksichtigung des sogenannten Mittelstranges. Zeitschr. f. wiss. Zool. 71.

— Über den sogenannten Mittelstrang der Insekten. Biol. Zentralbl. 22.

FEDERLEY, H., 1929: Weshalb lehnt die Genetik die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften ab? Palaont. Zeitschr. 11.

FLÖGEL, J., 1878: Über den einheitlichen Bau des Gehirns verschiedener Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30.

FOREL, A., 1910: Das Sinnesleben der Insekten. München.

FREY, R., 1921: Studien uber den Bau des Mundes der Dipteren. Acta Soc. Fenn. 48.

FRISCH, K. VON, 1927: Versuche uber den Geschmackssinn der Bienen. Naturwiss. 15.

GLEICHEN, W. F. VON, 1764: Geschichte der gemeinen Stubenfliege.

GRABER, V., 1881: Über die stiftführenden und chordotonalen Organe der Insekten. Zool. Anz. 4.
-- 1882: Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. I, II. Arch. mikr. Anat. 20, 21.
GRAHAM-SMITH, 1930: Further observations on the anatomy and function of the proboscis of the blow-fly (Calliphora erythrocephala). Parasitologie. 22.
GRENACHER, H., 1879: Untersuchungen uber das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen.
HALLER, 1905: Über den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. mikr. Anat. 65.
HANSTRÖM, B., 1927: Über die Frage, ob funktionell verschiedene zapfen- und stäbchenartige Sehzellen im Komplexauge der Arthropoden vorkommen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 6.
HAUSER, 1880: Physiologische und histologische Untersuchungen über die Geruchsorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43.
HEEGER, E., 1858: Neue Metamorphosen einiger Dipteren. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. 31.
HESS, W. N., 1917: The chordotonal organs and pleural discs of Cerambycid larvae. Ann. Ent. Soc. Americ. 10.
HEWITT, C. G., 1914: The house-fly (Musca domestica). Cambridge.
HICKS, B., 1857: Further remarks of the organ found on the bases of the halteres and wings of insects. Transact. of the Linn. Soc. London. 22.
HICKSON, S. J., 1885: The eye and optic tract of insects. Quart. journ. micr. sc. 2. ser.
HOLSTE, G., 1922: Das Nervensystem von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool.
JOHANSEN, H., 1893: Über die Entwicklung des Imagoauges bei Vanessa urticae. Zool. Jahrb. Anat. 6.
JOHANNSEN, O. A., 1924: Eye-structure in normal and eye-mutant Drosophilas. Journ. of Morph. 39.
JOHNAS, 1911: Das Facettenauge der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 97.
JOHNSTON, CHR., 1885: The auditory apparatus of the Culex mosquito. Journ. Micr. Sci. Old. Ser. 3.
KEILIN, D., 1911: Recherches sur la morphologie larvaire des Diptères du genre Phora. Bull. scient. France et Belg. Sér. 7. 45.
— 1911: On the parasitism of the lar·ˑe of Pollenia rudis, Allolobophora chl. Proc. Ent. Soc. Wash. 1911.
– 1915: Recherches sur les larves de Diptères Cycloraphes. Bull. scient. France et Belg. Sér. 7. 49.
-- Sur sertaines organes sensitives chez les larves de Diptères et leur signification probables. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 153.
– 1927: The chordotonal organs of the antenno-maxillary complex in the larvae of cycloraphous Dipteres. Ann. of nat. history. 9.
KENYON, F. C., 1896: The brain of the Bee. Journ. of comp. Neurol. 6.
— 1897: The optic lobes of the bee's brain in the light of the recent neurolog. methods. Americ. Naturalist. 31.

KOPEC, S., 1918: Lokalisationsversuche am zentralen Nervensystem der Raupen und Falter. Zool. Jahrb. Allgem. Zool. 36.

— 1922: Studies on the necessity of the brain for the inception of insect metamorphosis. Biol. Bull. Wood's Hole. 42.

— 1922: Mutual relationship in the development of the brain and eyes of Lepidoptera. Journ. exp. Zool. 36.

KORSCHELT, E., 1923/1924: Bearbeitungen einheimischer Tiere. Der Gelbrand. Leipzig.

KRAEPELIN, K., 1883: Zur Anatomie des Rüssels von Musca. Zeitschr. f. wiss. Zool. 83.

KRAFKA, J., 1924: Development of the compound eye of Drosophila melanogaster and its bar-eyed mutants. Biol. Bull. 47.

KUHL, W., 1923: Anwendung der Collodiummethode . . . Zeitschr. wiss. Mikr. u. mikr. Techn. 40.

KUHNLE, K. F., 1913: Vergleichende Untersuchungen des Gehirns, die Kopfnerven und die Kopfdrusen des gemeinen Ohrwurms (Forficula auricularia). Jen. Zeitschr. f. Nat. 50.

KUNCKEL et GAZAGNAIRE, 1881: Rapport du cylindre-axe et des cellules nerveuses periphériques avec les organes de sens chez les insectes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 92.

— — 1881: Du siège de la gustation chez les insectes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. 93.

— D'HERCULAIS, 1881: Recherches sur l'organisation et le dévelopement des Diptères. Paris.

LEE, B., 1884: Les organes chordotonaux des Diptères et la methode du chlorure d'or. Recueil Zool. Suisse. 1.

— 1884: Bemerkung uber den feineren Bau des Chordotonalorgans. Arch. mikr. Anat. 23.

— 1885: Les balanciers des Diptères, leurs organes sensitifs et leur histologie. Recueil Zool. Suisse. 2.

LEYDIG, F., 1864: Vom Bau des thierischen Korpers. Tübingen.

— 1864: Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen.

— 1886: Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz.

LIEBERMANN, A., 1926: Korrelation zwischen den antennalen Geruchsorganen und der Biologie der Musciden. Zeitschr. wiss. Biol. A. 5.

LOWNE, B. T., 1888: On the structure of the retina of the blow-fly. Journ. Linn. Soc. London. Zoòl. 20.

— 1890/1895: The blow-fly (Calliphora erythrocephala). London.

MANGOLD, E., 1913: Gehorsinn und statischer Sinn. Handb. vergl. Physiol. WINTERSTEIN. 4.

MAY, H. G., 1917: Selection for higher and lower facet number in the bar-eyed race of Drosophila. Biol. Bull. 33.

MAYER, PAUL, 1879: Zur Lehre von den Sinnesorganen bei den Insekten. Zool. Anz. 2.

MEYER, P. FR., 1930: Untersuchungen über die Aufnahme pflanzlicher Farbstoffe in den Korper von Lepidopterenlarven. S. B. Abh. Ges. Rostock. (3) 2, 83–94.

McEwen, R. S., 1918: The reactions to light and to gravity in Drosophila and its mutants. Journ. exp. Zoöl. 25.

McIndoo, N. E., 1922: The auditory sense of the honey bee. Journ. Comp. Neurol. 34.

Miall-Hammond, 1900: The structure and life-history of the Harlequin-fly (Chironomus). Oxford.

Minnich, D. E., 1921: An experimental study on the tarsal chemo-receptors of two nymphalid Butterflies. Journ. exp. Zoöl. 33.

— 1922: A quantitative study of tarsal sensivity to solutions of saccharose in Pyrameis atalanta. Journ. exp. Zoöl. 36.

— 1922: The chemical sensivity of the tarsi of the red Admiral (Pyrameis atalanta). Journ. exp. Zoöl. 35.

— 1926: The chemical sensivity of the tarsi of certain muscid flies. Biol. Bull. 51.

— 1929: The chemical sensivity of the legs of the blow-fly (Calliphora vom.) to various sugars. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 11.

Morgan, Bridges, Sturtevant, 1925: The Genetics of Drosophila. Bibliograph. Genetica. II.

— T. H., 1930: The apparent inheritance of an acquired character and its explanation. Americ. Naturalist. 64.

Nachtsheim, H., 1926: Erwiderung auf Plates »Lamarkismus und Erbstockhypothese«. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre. 43.

Oppenheimer, 1924: Handbuch der Biochemie des Menschen und der Tiere. Jena.

Pantel, J.,: Essai monogr. sur les caractères ext. . . . La Cellule. 15.

Pérez, C., 1903: Contribution à l'étude des métamorphoses. Bull. Sci. France et Belg. 37.

— 1910: Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (Calliphora). Arch. Zool. exp. Sér. 5. Tome 4.

Pflugstaedt, H., 1912: Die Halteren der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 100.

Pietschker, N., 1911: Das Gehirn der Ameise. Jen. Zeitschr. f. Nat. 47.

Plate, L., 1924: Allgemeine Zoologie, II. Teil: Sinnesorgane der Tiere. Jena.

— 1925: Die Abstammungslehre. Jena.

— 1926: Lamarkismus und Erbstockhypothese. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre. 43.

Radl, E., 1905: Über das Gehör der Insekten. Biol. Zentralbl. 25.

Ramon y Cajal, S., 1909: Nota sobre la estructura de la retina de la mosca (M. vomitoria). Trab. Lab. Invest. Biol. Univ. Madrid. 7.

— Nota sobre la retina de los muscidos. Boletin R. Soc. Espan. Hist. Nat. 10.

— y Sanchez y Sanchez, D., 1915: Contribution al concimiente de los centros nerviosos de los insectos. Trab. Lab. Invest. Biol. Univ. Madrid. 14.

Rath, Otto vom, 1888: Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 46.

— 1894: Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden: Berichte d. naturf. Ges. Freiburg.

Rees, J. van, 1889: Beitrage zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria. Zool. Jahrb. Anat. 3.

Richards and Furrow, 1925: The eye and optic tract in normal and »eyeless« Drosophila. Biol. Bull. 48.

Röhler, F., 1905: Die antennalen Sinnesorgane von Tryxalis. Zool. Anz. 28.
— 1905: Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jahrb. Anat. 22.
— 1906: Zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Dipteren. Zool. Anz. Morph. 30.
Ruland, 1888: Beitrage zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 46.
Sanchez y Sanchez, D., 1923: L'histolyse dans les centres nerveux des insectes. Trav. lab. rech. biol. Univ. Madrid. 21.
— 1925: L'histogenèse dans les centres nerveux des insectes pendant les métamorphoses. Trav. lab. rech. biol. Univ. Madrid. 23.
Schroder, Chr., 1912 und 1928: Handbuch der Entomologie I und II. Jena.
Seyster, E. W., 1919: Eye facet number as influenced by temperature in the bar-eyed mutant of Drosophila melanogaster. Biol. Bull. 37.
Snodgrass, 1924: Anatomy and metamorphosis of the apple maggot (Rhagoletis). Journ. Agri. Research. 28.
Sturtevant, 1921: The North-american species of Drosophila. Carnegie Inst. Wash. Publ. 301.
Tice, S. C., 1914: A new sex-linked Character in Drosophila. Biol. Bull. 26.
Unwin, E. E., 1907: On the Vinegar-fly (Drosophila funebris). Trans. Ent. Soc. London.
Viallanes, H., 1882: Recherches sur l'histologie et le dévelopement des insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. 14.
— 1885: Sur la structure interne du ganglion optique de quelques larves de Diptères. Biol. Soc. Phil. Paris. Sér. 7. 9.
— 1885: Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux. Mem. III: Le ganglion optique de quelques larves de Diptères. Ann. Sc. Nat. Sér. 6. 19.
Vigier, 1907: Sur les terminaisons photoréceptrices dans les yeux composés de Muscides. Compt. rend. Acad. Sc. 145.
Vogel, R., 1911: Über die Innervierung der Schmetterlingsflugel und den Bau und Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben. Zeitschr. f. wiss. Zool. 98.
— 1912: Über die Chordotonalorgane an den Wurzeln der Schmetterlingsflügel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 100.
Wandollek, B., 1898: Fuhler der cyclorhaphen Dipterenlarven. Zool. Anz. 21.
— 1899: Zur Anatomie der cyclorhaphen Dipterenlarven. Abh. und Ber. d. k. zool. anthrop. ethnogr. Mus. Dresden (Festschrift).
Weinland, E., 1891: Über die Halteren der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 51.
Weis, J., 1930: Versuche uber die Geschmacksreception durch die Tarsen des Admirals (Pyrameis atalanta). Zeitschr. f. vergl. Physiol. 12.
Weismann, A., 1863: Entwicklung der Dipteren im Ei. Zeitschr. f. wiss. Zool. 13.
— 1864: Die nachembryonale Entwicklung der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 14.
Zawarzin, A., 1912: Histologische Studien über Insekten. II. Das sensible Nervensystem der Aeschnalarve. Zeitschr. f. wiss. Zool. 100.
— 1914: Histologische Studien: Die optischen Ganglien der Aeschnalarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. 108.

ZELENY, C. and MATTOON, E. W., 1915: The effect of selection upon 'bar eye' mutant of Drosophila. Journ. of exp. Zoöl. 19.
— CH., 1917: Germinal changes in the bar-eyed race of Drosophila during the course of selection for facet number. Proc. of the Ind. Acad. Sc. Indianapolis. 73.
ZIEGLER, H. E., 1912: Die Gehirne der Insekten. Naturw. Wochenschr. 27.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 4.

Abb. 1. Lateralansicht der Larve im dritten Hautungsstadium. *AMK* antennomaxillarer Sinneskomplex, *BR* Borstenreihen der Orallobi, ChO_1 monoscolopales Chordotonalorgan, ChO_3 triscolopales Chordotonalorgan, ChO_5 pentascolopales Chordotonalorgan, *D* Darm, *FtK* Fettkorper, *IS* Imaginalscheibe, *Sh* Stigmenhornchen, *SK* (*c*, *d*, *e*) Sinneskegel, *VG* Verbundganglion, *CPH* Cephalopharyngealskelet, *K* Kopfsegment, *I*, *II*, *III* Thorakalsegmente, 1, 2 . . . 8 Abdominalsegmente, *Ce* Cauda equina der Abdominalnerven, *a*, *b* Hautsinnesorgane, *G* WEISMANNS Guirlandenzellen, *ChOc* Chordotonalorgan an *CPH*, *MH* Mundhaken, *Dn* Dorsalnerven, *Ox* Organ X, *f* Organ f.

Abb. 2. Medianer Langsschnitt durch den Kopf der Imago. *A* Arista, *FS* Frontalsack, *fo* Fulcralorgan, *GB* Geschmacksborsten, *Gal* Galea, *G* Gehirn, *labr.* Labrum, *l.o* labrale Sinnesorgane, *m.fl.h* Musculus flexor haustelli, *n.ant* Antennennerv, *n.lab* Labialnerv, *n.labr* akzessorischer Pharyngealnerv, *n.st* Nervus stomatogastricus, *n.ph* Pharyngealnerv, *oc* Ocelle, *oes* Oesophagus, *PsTr* Pseudotracheen, *pm* Maxillarpalpus, *SD* Speichelgang, *Rh* Reusenhaare, *n.teg* Nervus tegumentalis.

Abb. 3. Linkes Vorderbein des Mannchens. *Co* Coxa, *grChO* großes femorales Chordotonalorgan, *kl.ChO* kleines Chordotonalorgan, *n* Beinnerv, *PK* Putzkamm, *SOf* femorales Sinnesorgan, *SOt* Sinnesorgan des Trochanter, *t* Trochanter, *ti* Tibia.

Abb. 4. Verteilung der Sinnesorgane auf dem Flugel. *ChO* Chordotonalorgan, *PO* kuppelförmige Organe, *n* Adernerv, *r*, r_2 Ringwand.

Versuche über die Determination der Keimesanlage bei Camponotus ligniperda[1].

Von

Ferdinand Reith.

(Aus dem Institut für Entwicklungsmechanik und Vererbung der Universität Breslau.)

Mit 35 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

[1] Eine kurze vorläufige Mitteilung ist in der Zeitschrift »Die Naturwissenschaften«, Jahrg. 19, 1931, S. 398 erschienen.

Einleitung und Fragestellung.

Meine in den Jahren 1924—1925 am Ei von *Musca domestica* ausgeführten Defektversuche brachten zum erstenmal exakte Ergebnisse über die Determination des Insektenkeims. Wohl wurden schon früher von Hegner (1908, 1909, 1911) bei Chrysomeliden experimentelle Beobachtungen über die Potenzen der verschiedenen Eiteile gemacht, in bezug auf das Determinationsproblem jedoch nicht weiter ausgewertet. Bei meinen Versuchen prüfte ich die Angaben Hegners an einem anderen Objekt und mit verbesserten Methoden und verfolgte das Entwicklungsschicksal der einzelnen Eibezirke. Das Ei von *Musca domestica* befindet sich bei der Ablage bereits auf dem Stadium der Kernvermehrung. Zu dieser Zeit sind alle seine Bezirke in bezug auf ihr weiteres Schicksal fest determiniert. Wenn irgendeine Region des Eies operativ von der Entwicklung ausgeschaltet wird, so fehlt dem sich entwickelnden Embryo ein bestimmter Körperbezirk. Eine Regulation tritt nicht ein. Jeder Teil zeigt von Beginn der Entwicklung an weitgehendste Selbstdifferenzierung. Die Frage nach der Lokalisation der Entwicklungsfaktoren konnte durch meine Versuchsanordnung nicht eindeutig geklärt werden; doch wurde meine Annahme durch die Untersuchung von M. E. Pauli (1927) völlig bestätigt. Darnach muß der präsumptive Embryo im peripheren Bildungsplasma der Ventralseite, dem Keimhautblastem, schon endgültig determiniert sein, wenn die Furchungskerne noch im Eiinnern liegen und das Plasma noch ganz ungeteilt ist. Die Determination beruht bei den genannten Insektentypen auf einem strukturell nicht sichtbaren Verschiedenwerden des Keimhautblastems. Über den Zeitpunkt und die Kausalität dieser Determinierung konnten die Versuche keinen Aufschluß bringen.

Während nach diesen Befunden die Musciden und Chrysomeliden einen ausgesprochenen Mosaiktypus zeigen, erzielte Seidel (1926, 1929) bei seinen Versuchen am Libellenei andere Resultate. Bei *Platycnemis pennipes* sondert sich die Region des präsumptiven Keimstreifs während der Kernvermehrung. Eine Abhängigkeit dieser Sonderung konnte nicht nachgewiesen werden, wohl aber war die spätere Differen-

zierung der Keimstreifanlage abhängig vom Einfluß eines bestimmten, in der Nähe des Hinterpols liegenden Bezirks. Dieser Bezirk determiniert die einzelnen Teile des Keimstreifs von hinten nach vorn und befähigt sie damit zur Selbstdifferenzierung. Daher konnten hier bei entsprechender Defektsetzung Regulationen sowie auch Doppel- und Mehrfachbildungen auftreten.

Das Libellenei ist also in gewisser Weise ein Regulationsei; es gehört dem nichtdeterminativen Typus an. Daher war es auch mit Erfolg möglich, hier die Frage nach dem Zeitpunkt der Determination und die Frage, durch was diese Determination erfolgt, experimentell anzuschneiden.

Schwieriger ist schon die Untersuchung dieser Fragen bei jenen Insekten, deren Entwicklung dem determinativen Typus zugerechnet werden muß. Bei den bisher untersuchten Dipteren und Coleopteren ist eine experimentelle Lösung sehr unwahrscheinlich, da bei bzw. unmittelbar nach der Ablage wohl immer schon die Determinierung beendet sein dürfte. Die relativ rasche Entwicklung ist sehr hinderlich für experimentelle Eingriffe auf frühesten Stadien. Entsprechende Versuche am *Musca*-Ei, die ich vor einigen Jahren in bezug auf diese Fragen vorgenommen habe (1927, nicht veröffentlicht), verliefen ergebnislos, da es nicht mit Sicherheit gelang, befruchtete Eier auf dem Reifungsstadium zu erhalten.

Wenn wir nicht annehmen wollen, daß die Determination der Regionen des Keimhautblastems bei diesen Insektentypen schon in den Ovocyten vollzogen wird, daß also bereits im unreifen Ei der präsumptive Embryo determiniert ist, so muß diese Determination bei der Eireifung bzw. bei der Besamung erfolgt sein. Bisher sprachen gewisse Befunde nur dafür, daß die Hauptrichtungen des präsumptiven Embryos in der Ovocyte, eventuell unter dem Einfluß des Nährstroms, bestimmt werden.

Es ist also die Frage offen, wann und wodurch erfolgt bei dem sogenannten Mosaiktypus der Insektenentwicklung die Determination der Keimesanlage?

Zur Untersuchung dieser Frage eignet sich nur ein Objekt, das deskriptiv dem determinativen Typus zugerechnet werden muß, bei der Ablage noch vor der ersten Kernteilung steht und einen relativ langsamen Verlauf der frühesten Entwicklungsvorgänge zeigt. Diese Bedingungen erfüllt das von Hecht (1924) näher beschriebene Ei von *Camponotus ligniperda*, auf welches auch Schleip (1929) in seinem Buche hinweist.

Das Ameisenei gehört nach der Determinationsskala von SEIDEL dem determinativen Typus an, wenn es auch nicht den ausgesprochenen Grad der Dipteren aufweist. Bei seiner Ablage ist das Ei von *Camponotus* von einer gleichartigen ectoplasmatischen Schicht, dem Keimhautblastem, umgeben und befindet sich auf dem Stadium der Reifungsteilungen. Bei Beginn der Kernvermehrung treten jedoch am Keimhautblastem regionale Verschiedenheiten in der Dicke dieser peripheren Plasmaschicht auf. Durch lokalen Plasmazustrom entstehen im ungefurchten Ei morphologisch differente Bezirke von verschiedener prospectiver Bedeutung, da aus ihnen später bestimmte Teile des Blastoderms und schließlich des Embryos hervorgehen. Es liegt nahe, diese morphologischen Veränderungen, die bald nach der Ablage im noch ungefurchten Ei vor sich gehen, mit der Determinierung der einzelnen Eiteile in bezug auf ihr späteres Schicksal in Zusammenhang zu bringen.

Welche entwicklungsphysiologische Bedeutung ist dieser Plasmasonderung zuzuschreiben? Ist die Determination der Keimesanlage schon vor den sichtbaren Veränderungen in der plasmatischen Außenschicht des Eies beendet, oder läßt sich zwischen diesen beiden Vorgängen eine Beziehung nachweisen? Ferner sollte die entwicklungsphysiologische Rolle der am Hinterpol des Eies gelegenen Symbionten und des sogenannten Polkörpers untersucht werden.

Material und Methode.

Begattete *Camponotus*-Weibchen aus den Zobtenwäldern bei Breslau — um sie zu finden, muß der Zufall schon etwas mitspielen, am besten zur Zeit der Hochzeitsflüge im Juni und Juli — wurden in kleinen Blechbüchsen, deren Boden mit einer einfachen Schicht Insektentorf bedeckt war, isoliert gehalten. Dazu wurde etwas Kiefernholz gegeben. Ein paar Löcher im Deckel und an den Seiten sorgten für eine genügende Luftzufuhr. Die Pflege der Tiere war äußerst einfach; eine Fütterung erübrigte sich, da die Weibchen niemals Nahrung zu sich nehmen. Wenn die Tiere auch eine länger andauernde Trockenperiode gut überstehen können, so war doch für die ununterbrochene Eiablage ein optimaler Feuchtigkeitsgrad notwendig. Es wurde daher zeitweise befeuchtetes Fließpapier in das künstliche Nest gegeben. Die Tiere begannen fast unmittelbar, nachdem sie das Nest bezogen hatten, mit der Eiablage. Die Leistung meiner vier Königinnen, von denen eine im Juli 1929, die drei anderen im Juni 1930 gefangen wurden, zeigt folgende Übersicht:

	Ca N	Cb Z	Cc Z	Cd Z
Juli/August 1929	60			
Febr.– Juni 1930	104			
Juni/Juli 1930		90	85	—
Febr. 1931 (nicht mehr benutzt)	—	20	16	—

Das Weibchen Ca N hat in der Zeit von Juli 1929 bis Juni 1930 bei einer Pause von September bis Februar die erstaunliche Zahl von 164 Eiern abgelegt. Es stellte dann plötzlich die Eiproduktion ein, als aus einem ihm belassenen normalen Ei eine Larve ausschlüpfte, der von nun an die ganze Pflege gehörte. Das Tier ist heute, nach fast 2 Jahren noch am Leben, und hat neuerdings, nach Verlust der Larve, die Eiproduktion wieder aufgenommen.

Auch die beiden anderen Weibchen produzierten in knapp 3 Monaten eine große Anzahl Eier. Das vierte meiner Tiere wurde geflügelt in das Nest gegeben, hat diese Flügel auch später nicht abgeworfen und keine Eier gelegt. Es ging am 2. Februar 1931 ein. Normalerweise gründet das *Camponotus*-♀ unabhängig eine neue Kolonie und nimmt bis zum Erscheinen der ersten Arbeiterin, wie aus der einschlägigen Literatur hervorgeht, keine Nahrung zu sich. Nach diesen Angaben legt die Königin ein Häufchen von durchschnittlich 20 Eiern in ziemlich rascher Folge und setzt erst mit erneuter Produktion ein, wenn bereits einige Arbeiterinnen zur Hilfeleistung und Fütterung vorhanden sind (Eidmann 1918).

Ich führe die fortdauernde erhöhte Produktion darauf zurück, daß die ständige Wegnahme des abgelegten Eies einen dauernden Anreiz zur neuen Ablage bildete. Erst das Vorhandensein einer Larve, die ich dem Tier nicht wegnahm, brachte die Eierproduktion vorübergehend zum Stillstand.

Die gewaltige Leistung bei der Größe der Eier, ohne jegliche Nahrungsaufnahme, wenn man vom Wasser absieht, ist erstaunlich; sie geschah wohl zum Teil auf Kosten des riesigen Fettkörpers, der bei einer jungen Königin einen großen Teil des Abdomens einnimmt.

Durch systematische Nestkontrollen konnte die Altershöchstgrenze des jeweils vorgefundenen Eies festgestellt werden. Die Operation mußte in einem gewissen Zeitraum, angefangen von der Ablage (Reifungsteilungen) bis zur vollendeten Plasmadifferenzierung, aber noch ehe die Furchungskerne die Eioberfläche erreicht hatten, ausgeführt werden.

Diese Entwicklungsvorgänge verlaufen bei einer Durchschnittstemperatur von 19—20° C in 12—16 Stunden; die Plasmasonderung ist im allgemeinen schon nach 6—12 Stunden beendet. Die Operation bestand darin, bestimmte Teile des Eies von den übrigen Teilen zu trennen (Schnürung), oder von der Entwicklung des übrigen Eies völlig auszuschalten (Defektsetzung).

a) Schnürung: diese Operation wurde in der bekannten Weise (Pauli 1927 und Seidel 1928) mit einem feinen Kinderhaar durchgeführt und gelang etwa in 50% aller Fälle. Zur Untersuchung selbst eigneten sich allerdings nur etwa 20%. Es wurde in der präsumptiven Keimstreifanlage und hinter derselben durchgeschnürt.

b) Die Defektsetzung geschah in der von mir bereits 1925 beschriebenen Weise mit dem Mikrothermokauter, unter Benutzung des Zeiss-Peterfischen Mikromanipulators. Bestimmte Bezirke der Ventralseite wurden durch Kauterisierung abgetötet bzw. so geschädigt, daß sie an der weiteren Entwicklung des Keimes keinen Anteil hatten. Die Heizstärke konnte durch ein zwischengeschaltetes Ampèremeter jeweils abgelesen werden. Das beste Resultat lieferte Heizstärke 1,8 Ampère und Berührung mit dem basalen Teil der Platinnadel, bei einer Brenndauer von $^1/_4$—$^1/_2$ Sekunde. Die Größe des gesetzten Defektes war sehr variabel. Auch hier konnte ich im Augenblick der Kauterisation jenes wellenförmige Zucken wahrnehmen, das mir schon beim Arbeiten am *Musca*-Keim aufgefallen war. Das Ei wurde mittelst eines feinen angefeuchteten Pinsels dem Weibchen weggenommen, auf einen Mikrometer-Objektträger mit der Ventralseite nach oben gelegt und unter einem binocularen Mikroskop an der gewünschten Stelle (siehe Abb. 1) kauterisiert. Zu diesem Zweck wurde das Ei in 30 Bezirke eingeteilt, von denen jeder bei einer durchschnittlichen Eilänge von 1,5 mm 50 μ mißt.

Die Aufzucht der operierten Eier geschah in einer ähnlichen Behausung, wie sie dem Weibchen für die Ablage zur Verfügung stand; sie wurden völlig isoliert auf einer Torfunterlage in einer verdunkelten Blechdose gehalten und zeitweise vorsichtig etwas befeuchtet. Anfangs benutzte ich auch Extrakt aus *Camponotus*-Köpfen, unterließ dies aber bald wieder, als es sich als überflüssig herausstellte. Eine Rückgabe des operierten Eies an die Königin kam der Kontrolle halber nicht in Frage; außerdem wurden solche Eier, wenn nicht sofort, so doch nach einiger Zeit aufgefressen. Die isolierte Aufzucht der operierten Eier mußte also versucht werden und gelang auch nach anfänglichen Schwierigkeiten bis zu einem gewissen Grade. Das isolierte normale Ei entwickelte sich

in den ersten 5—6 Tagen, wenn es vor dem Eintrocknen bewahrt blieb, in der gleichen Weise und mit der gleichen Geschwindigkeit wie das dem Weibchen belassene Ei. Erst der letzte Abschnitt der Embryonalentwicklung schien gegenüber dem normal aufgezogenen Ei verzögert zu sein; es kam bei solchen Eiern niemals zum Ausschlüpfen einer Larve, obwohl bei entsprechend langer Entwicklungsdauer die Differenzierung sehr weit fortschreiten konnte. Die operierten Eier wie auch die normalen Kontrolleier wurden so für 2—10 Tage ihrem Schicksal überlassen.

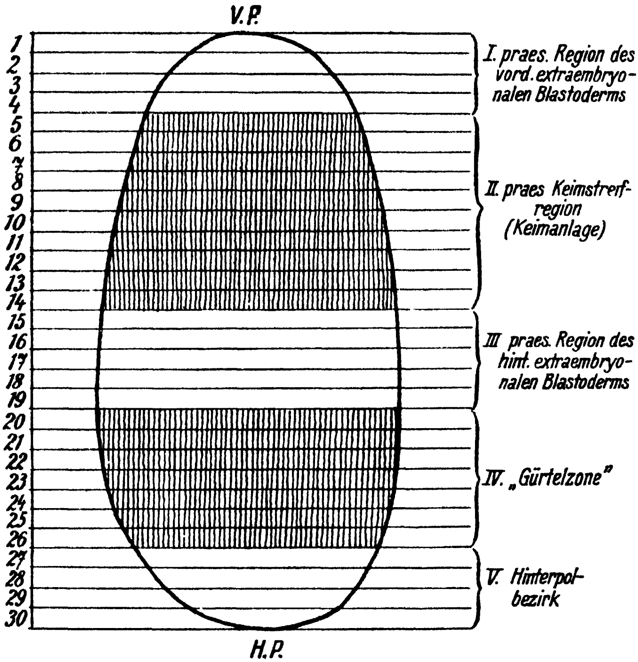


Abb 1 Schema des *Camponotus*-Eies von der Ventralseite nach Aufteilung in 30 Teilbezirke. Die schraffierten Regionen bedeuten die durch Plasmazustrom sich verstärkenden Teile des Keimhautblastems.

Zur Fixation benutzte ich das schon früher bei Insekteneiern gut bewährte PETRUNKEWITSCH-Gemisch, das auf 50 erwärmt wurde. In der Flüssigkeit wurde das Ei mit einer feinen Nadel angestochen. Um bei der Einbettung eine genaue Orientierung zu ermöglichen, wurden die Objekte zunächst in Kollodium-Nelkenöl eingebettet und dann über Chloroform in Paraffin gebracht. Die Eier wurden sagittal, frontal und quer geschnitten und zumeist mit DELAFIELDschem Hämatoxylin und Eosin gefärbt. Die Lebenduntersuchung war infolge der Undurchsichtigkeit des Eies sehr roh. Gewisse Entwicklungsvorgänge waren

jedoch gut zu verfolgen. Erst nach Aufhellung in Nelkenöl konnte das Ei in toto untersucht werden. Alle Schnittzeichnungen wurden bei gleicher Vergrößerung (ZEISS-Obj. A, Ocul. 4) naturgetreu hergestellt; die Strichzeichnungen sowie alle Totalabbildungen sind etwas schematisiert. In den meisten Abbildungen ist der Vorderpol oben, ventral links. Die äußere Eihülle, das Chorion, ist bei allen Abbildungen weggelassen.

Das Ei und seine normale Frühentwicklung.

Das frisch abgelegte, im Durchschnitt 1,5 mm große Ei ist von glänzend weißer Farbe; seine länglich-ovale Gestalt ist meist etwas gedrungen. Der etwas spitzere vordere Eipol ist vom Hinterende zu unterscheiden; desgleichen ist die in nur geringem Maße konvexe Ventralseite von der fast geradlinig verlaufenden Dorsalseite unterscheidbar. Doch kann die Gestalt wie auch die Große des Eies bei den einzelnen Weibchen sehr variieren. Sie hängen ab von der Große des Weibchens und wohl auch von seinem Ernährungszustand. Einige Stunden nach der Ablage nimmt das Ei eine gelblich-weiße Farbe an. Ein Medianschnitt durch ein 1—2 Stunden altes Ei ist in Abb. 2 dargestellt.

Die äußere Eihaut, das Chorion (in der Zeichnung weggelassen), ist zweischichtig und relativ dick. Die Dotterhaut umgibt als zartes Häutchen den Eiinhalt. Dieser besteht aus einer homogenen Dottermasse, die von einer ziemlich gleichartigen Plasmaschicht peripher begrenzt wird. Dieses sogenannte Keimhautblastem ist ventral etwas starker entwickelt als dorsal. Der Dotter setzt sich aus kleinen und größeren Dotterballen zusammen, die durch kleine Vacuolen öfters getrennt sind. Der Dotter ist allenthalben von Plasmainseln und -fäden durchsetzt. In der vorderen Halfte sind die Dotterschollen meist kleiner und die Plasmastränge feiner und zahlreicher. Am Hinterpol ist relativ wenig peripheres Plasma vorhanden; doch geben die hier liegenden Symbionten diesem Eiteil ein feiner strukturiertes Aussehen. In der Mitte dieses Polbezirks liegt ein stark farbbarer Korper, der sogenannte Polkörper. Auf diesem Entwicklungsstadium hat im Eiinnern die Kernvermehrung noch nicht begonnen. Das hier beschriebene Ei befand sich auf dem Vorkernstadium.

Die ersten Entwicklungsvorgänge im *Camponotus*-Ei sind insbesondere von STRINDBERG und HECHT untersucht und beschrieben worden. Ich gebe die wichtigsten Vorgänge nach meiner eigenen Untersuchung. Nach STRINDBERG und HECHT wird das ursprünglich ziemlich gleichmäßig dünne Keimhautblastem wohl durch Zustrom von Plasma aus

dem Eiinneren ungleichartig, und zwar soll dieses Verschiedenwerden nach der Kernverschmelzung oder erst nach der ersten Kernteilung eintreten. Ich habe dieses Differentwerden genauer verfolgt und bin zu folgender Feststellung gelangt: Auf dem Vorkernstadium (Alter bis 2 Stunden bei etwa 19°) ist das periphere Bildungsplasma eine fast gleichartige, ventral etwas stärkere, verhältnismäßig dünne Schicht. Am hinteren Eipol, am inneren Rande der bacterienreichen, aber plasmaarmen Zone liegt der Polkörper, ein voluminöses ovales stark färbbares

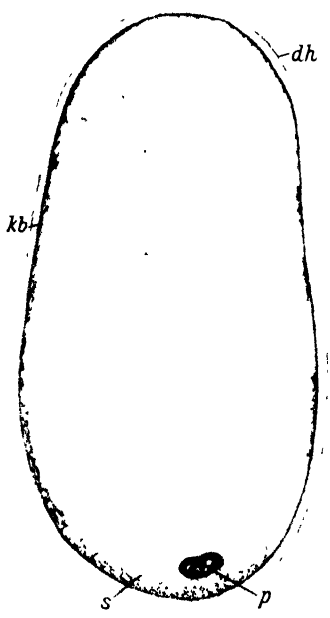


Abb. 2

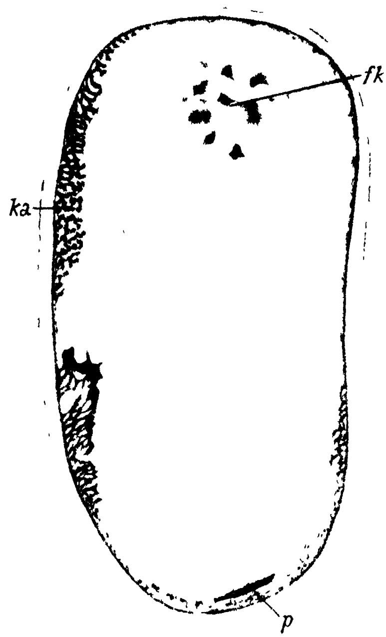


Abb. 3

Abb. 2. Längsschnitt durch ein normales Ei, 1–2 Stunden nach der Ablage.

Abb. 3. Medianschnitt durch ein normales Ei, 6–12 Stunden nach der Ablage. Das Ei zeigt die in Abb. 1 im Schema dargestellten Plasmaregionen.

Gebilde. Mit der vollzogenen Befruchtung, jedoch noch vor der ersten Kernteilung, wie ich mit einiger Sicherheit aus meinen Befunden schließen kann, setzen die sichtbaren Veränderungen in der peripheren Plasmaschicht ein. Sie beginnen zunächst ventral in der hinteren Eihälfte und setzen sich nach vorn fort. Zu gleicher Zeit verliert der Polkörper sein festes Gefüge und wird lockerer. Erst wenn die ventrale Randzone in der hinteren Eihälfte durch das Endoplasma eine gewisse Verstärkung erfahren hat, beginnt auch in der vorderen Hälfte eine ventrale Verdickung einzutreten. Mit der weiteren Ausbildung der

differenten Plasmazonen geht die Streckung des Polkörpers einher. Unmittelbar nach Beginn dieser Veränderungen beginnt auch die Kernvermehrung, indem der etwa in der Mitte der vorderen Eihälfte liegende erste Furchungskern sich teilt.

Auf diesen Frühstadien der Entwicklung, die im allgemeinen in den ersten 6–12 Stunden nach der Ablage verlaufen, erfolgte die Mehrzahl der operativen Eingriffe.

Abb. 3 zeigt einen Medianschnitt durch ein Ei, das 6–12 Stunden nach der Ablage fixiert worden war. Man kann auf diesem Stadium infolge der eingetretenen Plasmaverschiedenheiten fünf differente Eibezirke unterscheiden: Der vordere Polbezirk (= Teilstrich 1–4 in Abb. 1) ist durch eine verhältnismäßig dünne Plasmaschicht gekennzeichnet; zwischen Teilstrich 4 und 11 folgt ventral eine durch starke Plasmaansammlung hervorgetretene Region, der dann zwischen Teilstrich 19–26 eine durch noch stärkeren Plasmazustrom gekennzeichnete Zone, die auch dorsalwärts übergreift, folgt. Die fünfte Zone nimmt den hinteren Pol mit seinen verschiedenen Einschlüssen ein. Der Polkörper hat sich nach beiden Seiten gestreckt und ist in Zerfall begriffen. Im Innern des Eies liegen schon mehrere Furchungskerne, von denen sich gerade zwei in Teilung befinden. Die centrale Dottermasse ist sichtlich plasmaärmer geworden.

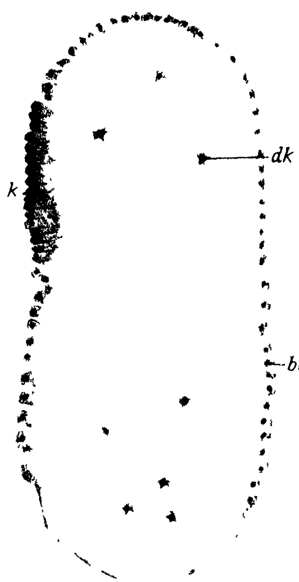


Abb. 4. Medianschnitt durch ein frühes Blastodermstadium.

Äußerlich ist an dem völlig undurchsichtigen Ei in den ersten beiden Tagen kaum eine Veränderung wahrzunehmen. Ein in Abb. 4 dargestellter Sagittalschnitt läßt erkennen, daß die Furchungskerne in der vorderen Eihälfte die Oberfläche früher erreichen als in der hinteren Hälfte. Während sich dort die Kerne nach außen und seitlich abgegrenzt haben, beginnen hier dieselben erst in die Randzone einzuwandern. Am Vorderpol, ventral bis etwa Teilstrich 4 (siehe Abb. 1) reichend, hat sich ein niedriges Plattenepithel von unregelmäßigen vacuolen- und dotterreichen Zellen differenziert. Diesem Polbezirk schließt sich ein bis zur Eimitte reichender Bezirk von regelmäßig angeordneten cylindrischen Zellen an, die aus fein granuliertem Plasma bestehen und an ihrem distalen

Ende einen kleinen bläschenförmigen Kern enthalten. Das in Bildung begriffene Blastoderm läßt von Anfang an differente Zonen erkennen, die mit den differenten Zonen des Keimhautblastems zusammenfallen. Jede dieser Regionen besitzt eine bestimmte prospektive Bedeutung, die also schon im Plasma des ungefurchten Eies morphologisch zum Ausdruck kommt. Der zwischen Teilstrich 4 und 14 gebildete Blastodermbezirk ist die eigentliche Embryoanlage, der Keimstreif. An der Dorsalseite des Eies liegen nur wenige in der hier dünnen peripheren Plasmaschicht eingelagerte Kerne, deren celluläre Abgrenzung sehr unvollkommen ist — das Dorsalsyncytium nach STRINDBERG. In der hinteren Eihälfte ist die Blastodermbildung noch zurück; hier liegen in der ventral wie dorsal verstärkten plasmatischen Randschicht zahlreiche Furchungskerne, die sich erst teilweise cellulär abgegrenzt haben. Am weitesten zurück ist die Blastodermbildung am hinteren Eipol, hier liegen in der peripheren Zone noch keine Kerne. Der Polkörper ist auf diesem Stadium bereits völlig verschwunden. Er zerfiel mit der zunehmenden Kernvermehrung im Eiinnern in zahlreiche kleine, kurze Stäbchen, die infolge ihrer starken Färbbarkeit noch eine Zeitlang nachzuweisen waren; sie waren ziemlich gleichmäßig im Eiplasma des Hinterpols verteilt. Vermutlich wird seine allerdings dann nicht mehr nachweisbare Substanz bei der Blastodermbildung von den Zellen des Pols auf die gleiche Weise wie die Symbionten aufgenommen. Das Schicksal dieses Polkörpers dürfte also mit dem des polaren Blastodermabschnitts eng zusammenhängen. Ich werde an anderer Stelle noch einmal darauf zurückkommen.

Ist das Blastodermstadium in allen Teiles des Eies erreicht, so sind auch in der hinteren Hälfte differente Zonen zu unterscheiden. Ventral, dicht hinter dem Keimstreif (Teilstrich 15—19), haben sich Zellen von ähnlicher Struktur wie am Vorderpol abgegrenzt; wie diese haben sie auch das gleiche Schicksal. Ohne schroffen Übergang folgt auf diese Zone ein Bezirk von etwas größeren, kubisch bis rundlichen plasmareichen Zellen, die das Ei an dieser Stelle (Teilstrich 19—26) fast gürtelförmig umgeben. Es ist dies jener schon vor der Furchung durch Plasmazustrom ausgezeichnete gürtelförmige Bezirk. Die Zellen dieses Blastodermabschnittes verschmelzen an der Ventralseite im Laufe der weiteren Entwicklung zu vielkernigen Riesenzellen, von STRINDBERG als Blastodermsyncytien bezeichnet. Der Hinterpol wird von hohen cylindrischen Zellen, die eine grobkörnige Plasmastruktur aufweisen, eingenommen, die die hier gelegenen Symbionten in sich aufgenommen haben.

Auf dem Blastodermstadium lassen sich also fünf Regionen von bestimmter prospektiver Bedeutung unterscheiden, die schon im Plasma des ungefurchten Eies erkennbar wurden (siehe Abb. 1 und 3). Dies hat HECHT (1924) schon mit Recht hervorgehoben und auf den ausgesprochen determinativen Charakter auf Grund dieses morphologischen Befundes hingewiesen.

Der epitheliale Zusammenhang am Vorderpol lockert sich sehr bald; die Zellen runden sich unter Dotteraufnahme ab und füllen den Raum zwischen Dotterhaut und dem dorsalwärts über den Dotter auswachsenden Keimstreif. Diese Auflockerung und Ablösung läßt sich auch am lebenden Ei verfolgen. Die vorderen extraembryonalen Zellen werden teilweise zur Bildung einer unvollkommenen Serosa verwandt, die meisten degenerieren zu einer schaumigen Masse und finden nach früheren Untersuchungen wohl als Nährmaterial Verwendung. Das gleiche Schicksal erleidet der ventral hinter dem Keimstreif folgende Abschnitt. Durch den nach hinten auswachsenden Keimstreif werden diese Zellen aus dem Blastodermverband gedrängt und liegen dann zunächst vor dem Keimstreif. Die Zone der Riesenzellen wird gleichfalls allmählich nach hinten verlagert, während die Zellen des Hinterpolbezirks passiv dadurch auf die Dorsalseite geschoben werden. Der Keimstreif verdickt sich an seinem Vorderende und schiebt sich über den Dotter, der sich gegen die Eimitte mehr und mehr zusammenballt.

Diese Differenzierungs- und Verschiebungsvorgänge zeigen die Abb. 5 und 6, die Medianschnitte durch ein 4 und 8 Tage altes Ei geben.

Einige Querschnitte durch diese und etwas jüngere Stadien sollen die Kenntnis der normalen Frühentwicklung, soweit sie zur Beurteilung meiner operierten Keime nötig ist, vervollständigen.

Abb. 7 zeigt einen Querschnitt durch die Mitte des Keimstreifs auf dem Blastodermstadium: hohe cylindrische, schmale und plasmareiche Zellen nehmen die ventrale Hälfte des Eies ein. Die dorsale Hälfte wird nur von einer dünnen ectoplasmatischen Schicht begrenzt, in der nur wenige Kerne syncytial beisammen liegen. Im Dotter, der noch eine gleichartige dichte Struktur zeigt, liegen einige Dotterkerne.

Abb. 8 zeigt zwei Querschnitte durch das Vorderende und die Mitte des Keimstreifs eines 5 Tage lang aufgezogenen Eies. Es befindet sich auf dem Stadium der Keimblätterbildung. Die hohen Zellen (Abb. 7) haben sich beträchtlich verkürzt und stellen ein kubisches Epithel dar. Es lassen sich drei Teile unterscheiden: ein medianes, schon mehrschichtig gewordenes Feld, das die Anlage des unteren Blattes darstellt, und zwei laterale einschichtige Felder, die Anlage des Ectoderms. Der

mittlere Teil wird an den Stellen der Faltenbildung losgelöst und in die Tiefe versenkt. Die freien Ränder der Lateralfelder schieben sich dann

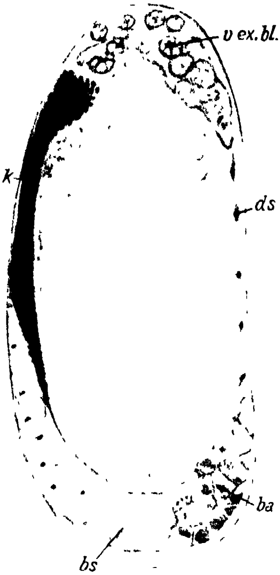


Abb 5.



Abb 6.

Abb 5. Medianschnitt auf dem Stadium der Keimstreifablösung vom Blastoderm. Wachstum des Keimstreifs.

Abb 6. Medianschnitt durch ein etwas späteres Stadium der normalen Entwicklung. Der Keimstreif hat vorn und hinten den Dotter umwachsen

darüber. Von diesem eingesenkten Teil des Keimstreifs, wie auch fast gleichzeitig von den Lateralfeldern, machen sich nun Zellen los und bleiben zwischen Keimstreif und Dotteroberfläche liegen. Ausgezeichnet sind diese Zellen durch ihre großen, scharf tingierten Kerne. Diese Zellen treten bald miteinander in Verbindung, so daß ein epithelialer Zellverband die ventrale Seite des Dotters bedeckt. Er stellt das definitive Entoderm dar, das auch bald dorsalwärts sich ausdehnt und somit den Dotter völlig umschließt. Noch vor Beendigung dieser Vorgänge, die zur Bildung des inneren Keimblattes führen, haben sich die lateralen Wülste median getroffen und verschmelzen hier. Das Zusammenrücken dieser Falten geschieht von vorn nach hinten. Abb. 9 zeigt Querschnittbilder durch ein solches

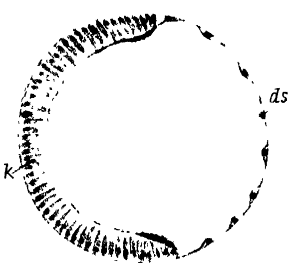
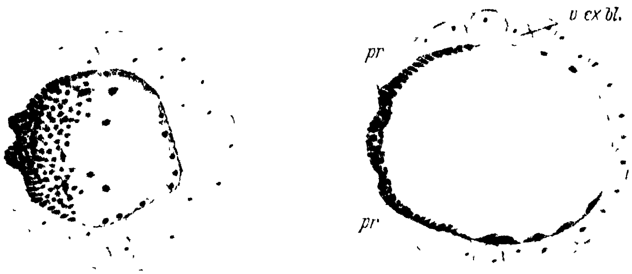


Abb 7. Querschnitt durch die Keimstreifregion auf dem Blastodermstadium

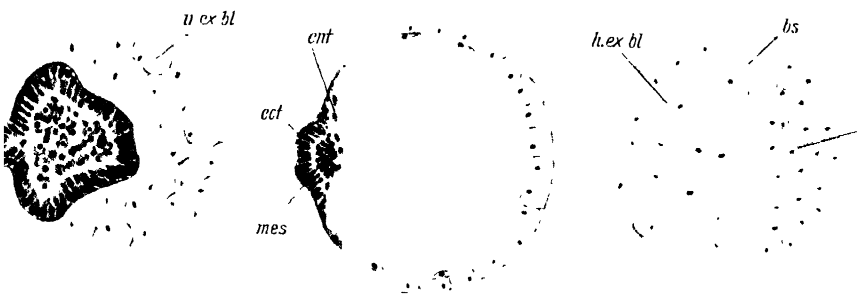
Stadium. Nach außen liegt das definitive Ectoderm, ein hoher breiter Wulst, darunter das Mesoderm und an der Dotteroberfläche das Entoderm; im Innern des Dotters bisweilen große degenerierte Dotterkerne. An der Dorsalseite des Eies hat sich das Dorsalsyncytium, wie schon



a b

Abb. 8. Querschnitte durch ein normales Ei auf dem Stadium der beginnenden Keimblätterbildung. a) durch das Vorderende, b) durch die Mitte des Keimstreifs.

die Abb. 8 zum Ausdruck bringt, in Zellen aufgeteilt, die kubisch gebaut sind, sich aber deutlich durch ihre Zell- und Kerngröße unterscheiden. 9a) geht durch das Vorderende des Keimstreifs: hier ist die Differen-



a b c

Abb. 9. Querschnitte durch einen normalen Keim nach vollendeter Keimblattdifferenzierung. a) durch das Vorderende, b) durch die Mitte des Keimstreifs, c) durch das Hinterende des Eies.

zierung schon etwas weiter fortgeschritten, die Anfänge der Gehirndifferenzierung sind zu erkennen, b) geht durch die Mitte des Keimstreifs und c) durch die hintere Hälfte des Eies.

Der nächste Entwicklungsschritt ist die Differenzierung des Bauchmarks. Über diese Stadien hinaus konnte sich keiner meiner operierten Keime entwickeln. Nach 7 8tägiger Aufzucht zeigten sich fast immer gewisse degenerative Erscheinungen.

Die Experimente.

I. Ausschaltversuche durch Kauterisierung bestimmter Eiteile.

Der Grad der Schädigung war sehr verschieden, selbst in Fällen, wo gleiche Heizstärke und gleiche Brenndauer angewandt waren. Häufig war eine Schädigung überhaupt nicht erfolgt, oder sie war so gering, daß die Entwicklung in normaler Weise verlaufen konnte. Andererseits war in mehreren Fällen die Intensität der Brennung so groß, daß der ganze Keim sekundär davon betroffen und die Entwicklung schon kurze Zeit nach der Defektsetzung sistiert wurde. In der überwiegenden Mehrzahl war jedoch der gewünschte Defekt erzielt worden, der gerade durch seine variable Intensität die Ergebnisse günstig beeinflußt hat.

A. Operationen im Bereich der präsumptiven Keimesanlage.

(1 – 14. Teilstrich nach Abb. 1.)

Anzahl der operierten Keime: 67 (davon normal 21, bald nach der Operation abgestorben: 11).

1. Vor Ausbildung der regionalen Plasmaverschiedenheiten.

Die Sonderungen im Keimhautblastem waren noch nicht erfolgt. Alter der Eier 1 – 4 Stunden.

Die genauere Feststellung des Entwicklungszustandes zur Zeit der Defektsetzung konnte in vielen Fällen auf den späteren Schnitten durch die operierte Zone gemacht werden.

a) im Bereiche des 9 – 14. Teilstrichs:

1. Obj. Ce III 140. Kaut. 12. Teilstrich, ventral, 1,6 Amp., 1/2″ Brenndauer, basaler Teil der Heiznadel aufgelegt.

Aufzucht: 8 Tage (DT. 20° C).

Nach 3 Tagen Beginn der Auflockerung und Ablösung am Vorderpol; Brennmarke ist sichtbar. Die Entwicklung in der vorderen Hälfte geht anscheinend normal weiter, nach 7 Tagen ist auch am Hinterpol Auflockerung zu erkennen. Nach 8 Tagen wird das Ei weich und schrumpft. Der äußere Befund weicht kaum von dem eines isoliert aufgezogenen, nicht operierten Eies ab. Gegenüber der normalen Entwicklung in der Pflege des ♂ scheint jedoch eine gewisse Verzögerung vorzuliegen.

Befund in toto, nach Aufhellung in Nelkenöl: Ventral in der vorderen Hälfte liegt der Keim den Eihäuten dicht an, während er sich an den übrigen Teilen – eine Folge der Fixation – normal abgelöst hat. Im übrigen zeigt das Ei ein ziemlich normales Aussehen.

Mikroskop. Befund: Die Verhältnisse in diesem Keim geben die drei Querschnitte in der Abb. 10 wieder, die durch den vorderen, mittleren und hinteren Teil des Eies gelegt sind. Der Keimstreif hat sich in seinem vordersten Teil über die Keimblätterbildung hinaus differenziert. Am Vorderpol und um den vordersten Teil des Keimstreifs herum liegen die typischen extraembryonalen Zellen wie in Abb. 6. In seinen mittleren Partien — der Keimstreif ist normal nach hinten ausgewachsen — ist er, insbesondere in seinem medianen Teil, etwas abnorm gestaltet, was auf die unmittelbare Nähe des hier liegenden Defekts zurückzuführen ist. Die geschädigte Zone erstreckt sich vom 11.—15. Teilstrich. Sie hat sich an den Rändern von dem entwicklungsfähigen Eimaterial bereits abgelöst und liegt somit von diesem völlig isoliert an der Oberfläche. An der Beschaffenheit des in der getöteten Zone noch

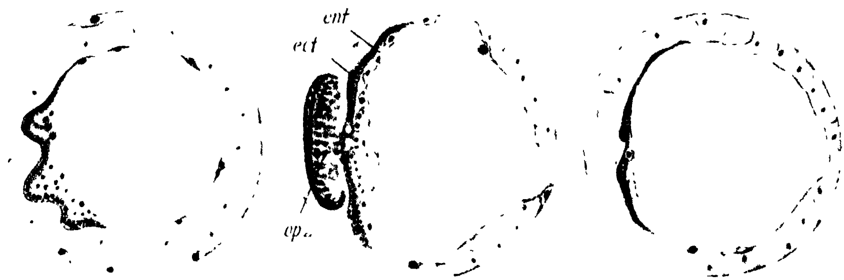


Abb. 10. Drei Querschnitte durch den a vorderen, b mittleren und c hinteren Teil des Keimstreifs eines 8 Tage aufgezogenen Keimes, der im hinteren Teil der präs. Keimanlage vor Ausbildung der Plasmaregionen kauterisiert wurde.

deutlich erkennbaren Keimhautblastems läßt sich der Entwicklungszustand des Eies zur Zeit der Operation ablesen. Die periphere Plasmaschicht war in diesem Fall noch von geringer Stärke; ein Plasmazustrom war offenbar noch nicht erfolgt. Hinter der defekten Zone erstreckt sich wieder der normal ausgewachsene Keimstreif, doch ist hier die Hemmung der Medianpartie noch erkennbar. In den hinteren Eibezirken entstand ein normales Blastoderm. Doch scheint in der hinteren Hälfte des Keimstreifs und damit auch in den dahinterliegenden Bezirken eine Verzögerung der Entwicklung gegenüber der Norm vorzuliegen, was wohl in erster Linie auf den sekundären Einfluß der operierten Zone zurückgeführt werden muß.

Der Defekt wurde gesetzt, noch ehe die Plasmasonderung in der präsumptiven Keimstreifregion eingetreten war. Er war von mittlerer Intensität und tötete primär einen bestimmten Teil des Keimhautblastems und des oberflächlich gelegenen Dotters ab. Trotz Ausschaltung

dieses Bezirks (11.—15. Teilstrich) konnte ein vollständiger, wenn auch nicht ganz normal differenzierter Keimstreif gebildet werden. Die Entwicklung wurde auf dem Stadium der Keimblätterdifferenzierung gehemmt. Das Ei begann zu schrumpfen.

Fast das gleiche Ergebnis brachte der nächste Fall. Doch war hier die Differenzierung des Keimstreifs auch unter der Operationszone mehr der Norm entsprechend.

2. Obj. Ca III 162: Kaut. 13. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., 1″ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 7 Tage (DT. 21° C).

In den ersten 4 Tagen der Aufzucht normale Differenzierung am Vorderpol; Brennstelle schwach sichtbar. Nach 7 Tagen wird der Keim sehr weich.

Befund in toto: Normales Aussehen; Keimstreif entwickelt; Riesenzellen in der Dorsalecke des Hinterpols.

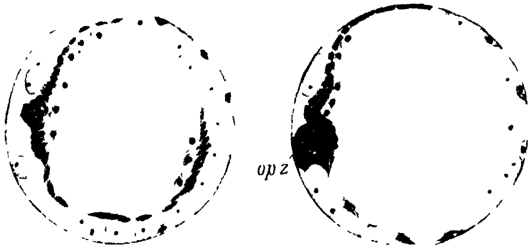


Abb. 11. Zwei Querschnitte durch den a) vorderen und b) hinteren Teil des Keimstreifs eines 7 Tage aufgezogenen Eies, das in der gleichen Weise wie das Ei von Abb. 10 operiert wurde. Der Defekt ist hier völlig abgekapselt.

Mikrosk. Befund: Der Defekt liegt am hinteren Ende der präsumptiven Keimstreifanlage, in der Ausdehnung nicht so groß wie im Falle vorher, doch gleichfalls streng lokalisiert und von den entwickelten Eiteilen völlig abgegrenzt. Die Keimstreifdifferenzierung erfolgte normal, das Auswachsen nach hinten war kaum behindert. Der Keim befindet sich ungefähr auf dem gleichen Stadium der Entwicklung wie das vorher besprochene Objekt. Direkt unter der defekten Zone sind die embryonalen Bildungen natürlich etwas unregelmäßig.

Abb. 11a und b zeigen Schnitte durch den vorderen und hinteren Teil dieses Keimstreifs.

Das Entwicklungsergebnis bei Ausschaltung eines bestimmt lokalisierten Bezirks im hinteren Teil der präsumptiven Keimanlage beweist,

daß vor Eintritt der Plasmasonderung dieser Teil des Keimhautblastems noch nicht endgültig zur Keimstreifbildung determiniert ist. Ein auf solch frühem Stadium gesetzter Defekt kann reguliert werden, indem das unmittelbar darunter gelegene Eimaterial zu diesem Teil der Keimstreifanlage determiniert wird. Von besonderem Interesse ist nun der nächste Keim, dessen Aufzucht schon nach 3 Tagen unterbrochen wurde.

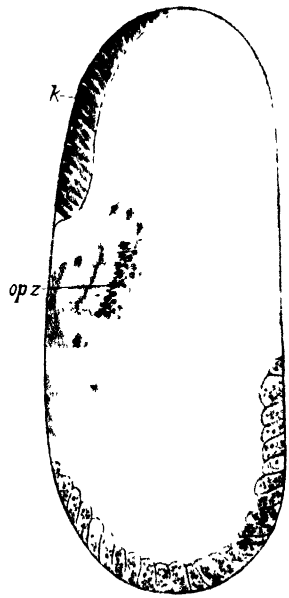


Abb. 12 Medianschnitt durch ein 3 Tage altes Ei, das im hinteren Teil der präs. Keimesanlage vor Eintritt der peripheren Plasmasonderung kauterisiert wurde

3. Obj. C e III 169: Kaut. 13. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., 1″ Brenndauer.

Aufzucht: 3 Tage.

Befund in toto: Entwicklungsvorgänge sind nicht zu erkennen.

Mikrosk. Befund: Der Defekt liegt in der Eimitte, auf den Bezirk vom 13.—16. Teilstrich lokalisiert; die Operation war von mittlerer Intensität. Die geschädigte Zone ist von der Dotterhaut abgelöst und vollkommen von Plasma umflossen. Ventral nach vorn (siehe Abb. 12), unmittelbar an die defekte Zone anschließend, erstreckt sich das Keimstreifblastoderm, das fast bis zum Vorderpol reicht. Der Keimstreif ist im Vergleich zur Abb. 1 also merklich nach vorn verlagert. Die niedrigeren Zellen des vorderen extraembryonalen Blastoderms kamen seitlich und insbesondere dorsal zur Differenzierung. Auf der Abb. 12, die einen Medianschnitt darstellt, ist dieser Teil des Blastoderms nicht vorhanden.

Das Umfließen der geschädigten Zone durch Eiplasma war in vielen Fällen zu bemerken. Die Abkapselung oder Abschnürung des Defekts geschah auf zweierlei Art: entweder blieb die ausgeschaltete Zone an den Eihüllen haften und kapselte sich hier völlig vom entwicklungsfähigen Teil ab, oder aber sie wurde, wie in diesem Falle, in das Eiinnere verlagert, indem sie allseitig von Plasma umströmt wurde. Hier macht sich die Tendenz geltend, den Defekt zu regulieren.

In das sekundär entstandene Randplasma waren auch einige Furchungskerne eingewandert, hatten jedoch noch keine Blastodermbildung hervorrufen können, wohl infolge der Beeinflussung durch die geschädigte Zone; in den übrigen Eibezirken normale Blastodermbildung.

Die Determination der Keimanlage war zur Zeit der Operation noch nicht beendet. Trotz des am hinteren Ende der präsumptiven Anlage gesetzten Defektes konnte ein Keimstreif von normaler Länge, der hier etwas nach vorn verschoben war, differenziert werden. Auch die Tendenz zur Regulation des geschädigten Eiteils lag vor.

War die Defektsetzung nur von geringer Intensität, so trat eine fast völlig normale Entwicklung ein.

4. Obj. Ca III 47: Kaut. 14. Teilstrich, ventral, 1,8 Amp., 3″ Brenndauer, Nadel distal

Aufzucht: 5 Tage (DT. 22° C).

Äußerlich waren die normalen Differenzierungsvorgänge an den Polen zu erkennen. Am 5. Tage der Aufzucht begann Schrumpfung einzutreten.

Mikrosk. Befund: Defekt sehr gering, geschädigtes Eimaterial fast resorbiert. Keimstreifdifferenzierung normal, nur im hinteren Teil etwas unregelmäßiges Verhalten.

War die Defektsetzung andererseits von sehr starker Intensität, so war häufig eine Differenzierung des Keimstreifblastoderms verhindert, während die übrigen Eibezirke ein normales Blastoderm bilden konnten.

5. Obj. C II 44: Kaut. 12. Teilstrich, ventral, 1,6 Amp., 2″ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 3 Tage.

Äußerlich keine Entwicklung erkennbar, Ei schrumpft.

Befund: Defekt von sehr allgemeiner Wirkung, Keimstreif nur sehr mangelhaft entwickelt, Zellgrenzen nur in den lateralen Bezirken ausgebildet; die übrigen Eibezirke normal.

Eine noch größere Wirkung des operativen Eingriffs lag im nächsten Fall vor.

6. Obj. Cb III 70: Kaut. 11. Teilstrich, ventral, 1,6 Amp., 8″ Brenndauer, Nadel distal.

Aufzucht: 5 Tage (DT. 21° C).

Die äußeren Entwicklungsvorgänge scheinen mit Ausnahme einer kleinen Verzögerung normal; am 5. Tage tritt Schrumpfung ein.

Befund: Sowohl am Vorderpol wie am Hinterpol war Differenzierung eingetreten; Blastodermbildung. In der Mitte des Eies und insbesondere im Bereich des Keimstreifs keine Differenzierung! Die Furchungskerne waren schon vor Erreichen der Eioberfläche degeneriert; Dotter zerklüftet; großer Allgemeindefekt! Vom Keimstreif unabhängige Ausbildung des Blastoderms am Vorder- und Hinterpol. Der sehr frühzeitige Entwicklungsstillstand dürfte wohl auf die Stärke der Defektsetzung zurückzuführen sein.

b) im Bereiche des 4.–9. Teilstrichs:

7. Obj. Ca III 30: Kaut. 8. Teilstrich, ventral, 1,8 Amp., 1″ Brenndauer.

Aufzucht: 7 Tage (19° C).

Nach 3 Tagen trat sowohl am Vorderpol wie am Hinterpol Auflockerung und Ablösung in normaler Weise ein.

Mikrosk. Befund: Der Defekt ist gering, er dehnt sich nur peripher über den mittleren Teil der präsumptiven Keimanlage aus. Dieser oberflächliche Bezirk wurde an der Entwicklung nicht beteiligt. Er war nicht direkt abgetötet, aber geschädigt und verfiel der Resorption; im übrigen normale Differenzierung entsprechend den Kontrollembryonen.

Ein gleichfalls relativ schwacher Defekt war im folgenden Falle gesetzt worden.

8. Obj. C II 47: Kaut. 8. Teilstrich, ventral, 1,6 Amp., 2″ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 3 Tage (19° C).

Äußerlich keine Entwicklung erkennbar.

Mikrosk. Befund: Durch die Operation wurde ein medianes Feld im mittleren Teil der präsumptiven Keimstreifanlage peripher geschädigt. Der Defekt ist nicht scharf lokalisiert. Während sich seitlich der Keimstreif normal anlegen konnte, war in diesem medianen Felde, das sich etwa über die Teilstriche 8–12 erstreckt, eine normale Keimstreifbildung verhindert. Ein Teil des Plasma und auch ein Teil der Furchungskerne blieben im Innern liegen, während andere in die geschädigte Zone einwanderten und hier kleine rundliche, undifferenzierte Zellen von »embryonalem« Charakter bildeten. Der Keimstreif ist in seinem größeren Teile durch diese Zellen geradezu in zwei Hälften geteilt, was insbesondere durch die Abgrenzung nach dem Dotter scharf hervortritt. Abb. 13 zeigt einen Querschnitt durch den Keimstreifbezirk dieses Eies. In seinen übrigen Teilen zeigt der Keim völlig normales Verhalten.



Abb. 13. Querschnitt durch die Keimstreifregion eines 3 Tage alten Eies, das ventral vor Ausbildung der Plasmasonderung sehr schwach kauterisiert wurde.

Einen ganz ähnlichen Fall bot das Objekt C II 75. Dieser Keim war laut Kontrolle unmittelbar nach der Ablage kauterisiert worden und differenzierte sich trotz längerer Aufzucht (6 Tage) nicht viel weiter wie im vorhergehenden Falle. Diese Keime zeigen also keine eigentliche Regulation, wie in den Fällen, wo der Defekt eine direkt abgetötete Zone darstellt. Die nur mäßige Schädigung verhindert nicht die normale Differenzierung im größten Teil des Eies wie auch der Keimstreifregion; auch waren weder Plasmazustrom noch Kerneinwanderung merklich gehemmt; der mediane geschädigte Bezirk war jedoch zu keiner Blastodermbildung fähig. Die von Anfang an unvoll-

kommene Keimstreifbildung war daher frühzeitig zu einer weiteren Differenzierung nicht mehr imstande. Die übrigen Eibezirke konnten sich davon unabhängig normal differenzieren.

Eine echte Regulation zeigt wieder der nächste Fall.

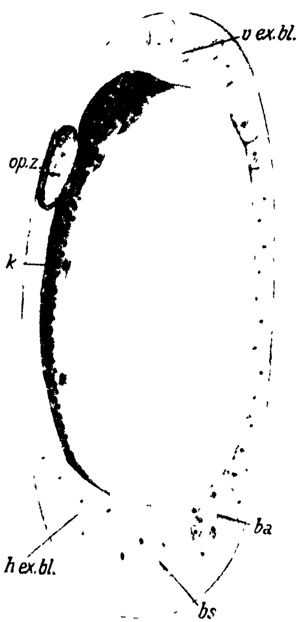


Abb. 14. Medianschnitt durch ein 6 Tage altes Ei, das im mittleren Teil der präs. Keimesanlage vor Eintritt der Plasmasonderung kauterisiert wurde.

9. Obj. C b III 135: Kaut. 9. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., $^1/_2''$ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 6 Tage (22° C).

Nach 4 Tagen fand zunächst am Hinterpol eine Ablösung von der Dotterhaut statt. Am 5. Tage waren auch am Vorderpol Entwicklungsvorgänge zu bemerken.

Mikrosk. Befund: Der Defekt erstreckt sich auf einen peripheren Bezirk zwischen Teilstriche 7 und 11; er hat sich an seinen Rändern von der Oberfläche abgelöst und vom entwicklungsfähigen Eimaterial abgegrenzt. Aus der Beschaffenheit der Defektzone geht deutlich hervor, daß zur Zeit der Operation die Plasmaverstärkung in diesem Teil des Keimhautblastems noch nicht erfolgt war. Die primär geschädigte Zone nimmt den mittleren Teil der präsumptiven Keimanlage ein. Vor und hinter dem Defekt (Abb. 14) konnte sich der Keimstreif normal anlegen und differenzieren. Auch direkt unter der Operationszone war es zu einer Differenzierung gekommen, die natürlich kein völlig reguläres Aussehen zeigt. Der Keimstreif stellt eine typische Ganzbildung dar, ist normal ausgewachsen und steht in der Entwicklung zwischen den in den Abb. 4 und 5 gezeigten Stadien. Das Ei ist in seiner Entwicklung nur wenig hinter den Kontrolleiern zurück.

Eine gleichfalls regulative Entwicklung zeigt der nächste etwas weiter aufgezogene Keim.

10. Obj. C e III 151: Kaut. 5. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., $^3/_4''$ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 10 Tage (DT. 21° C).

Nach 4 Tagen am Vorderpol Auflockerung; nach 5 Tagen Ablösung; nach 8 Tagen begann das Ei zu schrumpfen.

Befund: Durch die Defektsetzung wurde ein kleiner peripher ventral gelegener Bezirk ausgeschaltet. Trotzdem erfolgte normale Entwicklung bis etwa zu dem in der Abb. 5 dargestellten Stadium. Riesenzellen noch in Pollage; Keimstreif weit nach hinten ausgewachsen; ventral die hinteren extraembryonalen Zellen.

War der Defekt zu stark und von allgemeinerer Wirkung, so wurde natürlich auch hier jede Keimstreifbildung unterdrückt.

11. Obj. Ca III 58: Kaut. 5. Teilstrich, ventral, 1,9 Amp., 2″ Brenndauer.

Aufzucht: 5 Tage.

Am 4. Tage trat am Vorderpol geringe Ablösung und Auflockerung ein; es muß eine Entwicklungshemmung vorliegen.

Befund: Der Defekt ist nicht lokalisiert, sondern erstreckt sich in seiner Wirkung bis in das hintere Eidrittel. Im vordersten Teil des Eies waren noch Kernteilungen möglich; Bildung der extraembryonalen Zellen; eine Keimstreifbildung war völlig unterdrückt. In der Zone des Hinterpols war wieder eine normale Blastodermbildung eingetreten.

Alle bis jetzt angeführten Fälle zeigen, daß die einzelnen Bezirke der präsumptiven Keimstreifanlage vor der Plasmaverstärkung des Keimhautblastems noch nicht endgültig für eine bestimmte embryonale Bildung festgelegt sind. Wird der Defekt in mittleren Teilen der präsumptiven Keimanlage gesetzt, so wird der abgetötete, bzw. geschädigte periphere Bezirk von der Entwicklung ausgeschaltet oder doch nur unvollkommen daran beteiligt. Trotzdem entwickelt sich ein mehr oder minder normaler Keimstreif, indem das unter der Defektzone gelegene Material zur Bildung verwandt wird. Wird der Defekt am vorderen oder hinteren Ende der präsumptiven Keimstreifzone gesetzt, so kommt es gleichfalls zu einer normalen Bildung, bisweilen unter entsprechender Verschiebung dieser Zone. Es scheint also auch der Ort der Keimstreifanlage in den ersten Stunden nach der Ablage des Eies nicht starr festgelegt zu sein. In den meisten Fällen konnte das genaue Entwicklungsalter des Keimes auf dem Operationsstadium nach der Beschaffenheit der Defektzone bestimmt werden.

Die präsumptive Keimstreifanlage bei *Camponotus lign.* ist vor Eintritt der durch Plasmazustrom entstehenden Verstärkung des Keimhautblastems noch nicht endgültig determiniert. Selbst der Ort der Keimstreifanlage scheint nicht starr festgelegt zu sein.

Das Verhalten der Keime bei Schädigung auf vorgeschrittenem Alter wird nun der nächste Abschnitt bringen. Vorher muß jedoch noch ein Fall erwähnt werden, der weder in der vorhergehenden, noch in der nachfolgenden Reihe untergebracht werden kann.

12. Obj. C II 73: Kaut. 8. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., $^3/_4''$ Brenndauer. Aufzucht: 3 Tage (DT. 19° C).

Äußerlich waren keine Entwicklungsvorgänge sichtbar. Ei machte durchaus lebensfähigen Eindruck.

Mikrosk. Befund: Die Defektsetzung war von mittlerer Intensität und schaltete einen kleinen peripheren Bezirk von der Entwicklung total aus. Das genaue Operationsstadium läßt sich aus der Operationszone nicht feststellen; doch können laut Kontrolle die regionalen Plasmaveränderungen an der Oberfläche bereits eingetreten sein. Es wurde durch die Operation der mittlere Teil der präsumptiven Keimstreifanlage geschädigt. Vor und hinter der Operationszone war die Keimstreifbildung nicht behindert. Direkt unterhalb der Defektzone kam es zu keiner Differenzierung. Hier befindet sich auch eine größere Plasmaansammlung mit degenerierten Furchungskernen (Abb. 15). Alle übrigen Eiteile haben ein normales Blastoderm entwickelt.

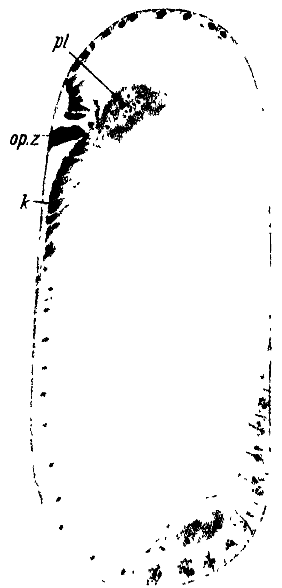


Abb. 15. Längsschnitt durch ein 3 Tage aufgezogenes Ei, das im mittleren Teil der präs. Keimesanlage wohl während der Plasmasonderung operiert wurde.

Dieser Keim ist wohl während der Plasmadifferenzierung operiert worden. Wenn auch das morphologische Differentwerden dieses Eibereiches durch Plasmaverstärkung zur Zeit der Operation noch nicht ganz beendet war, worauf die relativ große Plasmamenge unter dem Defekt deutet, dürfte die Determination dieses Abschnitts jedoch schon vor sich gegangen sein. Vielleicht ist der in Abb. 13 im Querschnitt gezeichnete Keim C II 47 auf die gleiche Weise zu erklären.

2. Nach Ausbildung der regionalen Plasmasonderung.

a) 6.–12. Stunde nach der Ablage:

1. Obj. C II 70: Kaut. 14. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., 1″ Brenndauer. Aufzucht: 3 Tage (19° C).

Differenzierungen äußerlich nicht nachweisbar. Ei wurde weich.

Mikrosk. Befund: Der relativ geringe Defekt erstreckt sich auf den hintersten Teil der Keimstreifanlage. Vor dem Defekt ist ein normales Keimstreifblastoderm gebildet; unter der geschädigten Zone liegen mehrere Furchungskerne, die hier zu keiner Blastodermbildung fähig waren. Die Beschaffenheit der Defektzone spricht für eine Kauterisierung nach erfolgter Verstärkung der peripheren Plasmaschicht. Die hinter dem Defekt gelegenen Eiteile zeigen wieder normales Verhalten; eine geringe Verzögerung in der Entwicklung scheint vorzuliegen.

2. Obj. C II 71: Kaut. 12. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., 1″ Brenndauer.
Aufzucht: 5 Tage (19° C).
Differenzierungen äußerlich nicht zu erkennen. Ei schrumpft.
Mikrosk. Befund: Der Defekt erstreckt sich primär auf den hinteren Teil der Keimstreifanlage. Die Beschaffenheit der Randzone spricht auch hier für eine Operation nach Ausbildung der Plasmasonderung. Vor dem Defekt waren die Furchungskerne in die Plasmaschicht der Oberfläche eingewandert, doch ist eine typische Blastodermbildung nicht erfolgt. In der Nähe der operierten Zone und dicht unterhalb befindet sich eine große Plasmaansammlung mit zahlreichen zum Teil schon etwas degenerierten Furchungskernen. Im hinteren Teil des Eies konnte eine normale, etwas verzögerte Blastodermbildung Platz greifen.

Für die mangelhafte Ausbildung des Keimstreifs in der nicht primär geschädigten Keimstreifregion dürfte in erster Linie der gesetzte Defekt, welcher in diesem Falle von größerer Allgemeinschädigung war, verantwortlich sein.

Ähnliche Verhältnisse lagen bei mittelstarken Defekten in mehreren Fällen vor. Wenn der Defekt nicht scharf lokalisiert war, so war die Bildung des ganzen Keimstreifs immer stark gehemmt.

Von besonderem Interesse waren auch hier natürlich die länger aufgezogenen Keime. Ganz allgemein ist zu sagen, daß der größte Teil der hierher gehörigen Keime schon sehr frühzeitig Schrumpfungen aufwies.

3. Obj. C b III 161: Kaut. 5. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., 1″ Brenndauer.
Aufzucht: 7 Tage (DT. 22° C).
Äußerlich normale Entwicklung, wenn auch merklich verzögert.
Mikrosk. Befund: Der scharf lokalisierte Defekt befindet sich an der Ventralseite und reicht vom 4.—6. Teilstrich, erstreckt sich also auf den vordersten Teil der Keimstreifanlage. Die Beschaffenheit des Defektes spicht für Operation nach erfolgter Plasmasonderung.

Im vorderen Teil des Eies und auch in der nächsten Umgebung der operierten Zone liegen die typischen extraembryonalen Zellen, allerdings in etwas geringerer Anzahl wie üblich (Abb. 16a). Unter und unmittelbar vor der Defektzone befinden sich mehrere schon degenerierte Furchungskerne. Erst vom 8. Teilstrich ab beginnt der Keimstreif als kompakter, im Querschnitt fast runder Zellhaufen (Abb. 16b), der weiter nach hinten gewisse Differenzierungen erkennen läßt. In der Eimitte zeigt der Keimstreif wieder ein normales Verhalten (Abb. 16c); er ist nach hinten ausgewachsen, in seiner Differenzierung gegenüber normalen Keimen jedoch etwas verzögert. Der vordere Teil des Keimstreifs ist nur sehr unvollkommen differenziert. Es ist allerdings bei der

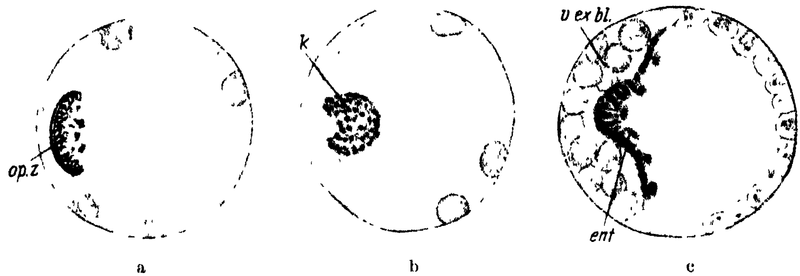


Abb. 16. Drei Querschnitte durch den a) vordersten, b) mittleren und c) hinteren Teil des Keimstreifs eines 7 Tage aufgezogenen Eies, das im vordersten Teil der präs. Keimanlage nach Eintritt der regionalen Plasmasonderung kauterisiert wurde.

durch die Versuchsanordnung bedingten geringen Aufzuchtmöglichkeit nur schwer zu sagen, ob und welche Teile des Keimstreifs nicht zur Entwicklung gekommen sind.

Es kam jedenfalls im vordersten Teil der Keimstreifanlage kein Keimstreif zur Entwicklung, und auch zahlreiche hier liegende und zum Teil schon degenerierte Furchungskerne sprechen für den Ausfall eines embryonalen Abschnittes.

b) 12—40 Stunden nach der Ablage.

Die nun folgenden Fälle sind nachweislich auf späteren Stadien der Kernvermehrung zur Operation gelangt, aber es war in keinem Falle im Bereich der Keimstreifanlage ein Blastoderm gebildet.

Ferner sind diese Fälle von Interesse, weil bei ventrolateraler Defektsetzung gewisse Halbbildungen zu erkennen waren.

1. Obj. Cc III 154: Kaut. 8. Teilstrich, ventrolateral, 1,7 Amp., $^1/_2''$ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 8 Tage (22° C).

Äußerlich normales Verhalten des Keimes; Entwicklung etwas verzögert. Ei wurde nach 7 Tagen weich.

Mikrosk. Befund: Der scharf begrenzte Defekt befindet sich etwas seitlich von der medianen Bauchseite des Eies. Er verhinderte die Keimstreifentwicklung nur an der Operationsstelle. Im übrigen ziemlich normale Differenzierung der Embryoanlage. Abb. 17 zeigt halbschematisch einen Frontalschnitt, ventral genähert, durch die vordere Hälfte dieses Eies. Der Defekt ist wie in den meisten Fällen mit genau begrenzter Operationszone von der Oberfläche abgelöst und teilweise von dem entwicklungsfähigen Eimaterial abgesondert. Er liegt dem sich als typische Partialbildung differenzierten überlebenden Eimaterial direkt an.

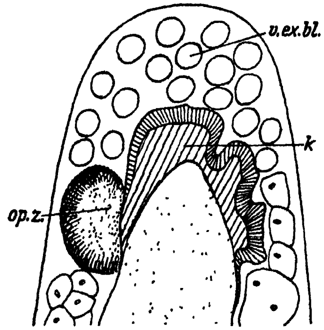


Abb. 17. Frontalschnitt, ventral genähert, durch die vordere Hälfte eines 8 Tage alten Keimes, der ventrolateral am achten Teilstrich nach Eintritt der Plasmasonderung gekautert wurde.

In ihrer hinteren Hälfte zeigten dieses Ei wie auch die folgenden eine erstaunlich geringe Entwicklungsfähigkeit.

5. Obj. Cb III 40: Kaut. 7. Teilstrich, ventrolateral, 1,8 Amp., 3″ Brenndauer.

Aufzucht: 6 Tage (22° C).

Äußerlich normaler Entwicklungsverlauf; nach 3 Tagen Ablösung am Vorderpol und Auflockerung. Bis zum 6. Tage der Aufzucht waren am Hinterpol die normalen Vorgänge nicht zu erkennen. Der Keim machte bei der Fixation einen durchaus lebensfähigen Eindruck.

Mikrosk. Befund: Der Defekt liegt zwischen dem 6. und 9. Teilstrich, fast seitlich. Er ist scharf begrenzt und von der Oberfläche abgelöst; seine Ränder sind wie üblich nach innen eingebogen. Er liegt den überlebenden und differenzierten Eiteilen dicht an und ist an seiner Außenseite von Dotter und Plasma umflossen. Seiner Beschaffenheit nach war zur Zeit der Operation die Plasmaverstärkung in diesem Bereich der Oberfläche bereits eingetreten. Wie die Abb. 18 zeigt, die einen Querschnitt durch die operierte Zone wiedergibt, ist es wie in der Abb. 17 auch hier ventralwärts von der geschädigten Zone zu einer embryo-

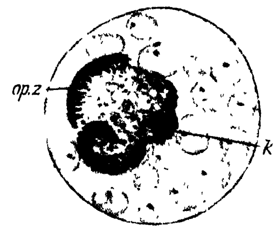


Abb 18. Querschnitt durch die Operationszone eines am siebenten Teilstrich ventrolateral nach Eintritt der Plasmasonderung operierten und 6 Tage aufgezogenen Eies; Partialbildung.

nalen Differenzierung gekommen. Beim Vergleich dieses Schnittbildes und der davor gelegenen Schnitte mit solchen normaler Keime wird der Ausfall einer seitlichen Hälfte, die hier von der Defektzone eingenommen wird, noch deutlicher als in der getreu wiedergegebenen Abbildung. Wir haben hier eine relativ weit entwickelte Partialbildung vor uns. Vor der Defektzone zeigt der Keimstreif ein fast normales Aussehen, wenn auch die embryonale Bildung einen merklich geringeren Umfang besitzt als in der Normalentwicklung. Das Ei ist an dieser Stelle von den vorderen extraembryonalen Zellen angefüllt.

Besonders auffallend ist bei diesem Objekt, was ich schon im vorhergehenden Fall angedeutet habe, daß hinter der operierten Zone sowohl der Keimstreif wie auch die übrigen Eibezirke ein durchaus anormales Verhalten zeigen. Der Keim zeigt trotz einer normalen histologischen Differenzierung in allen seinen hinter der Defektzone gelegenen Teilen keine Geschlossenheit: alle Bezirke liegen exzentrisch, der Dotter ist von extraembryonalen Zellen durchsetzt und nicht vom Keimstreif umwachsen.

Einen ganz ähnlichen Fall konnte ich nur noch zweimal feststellen, und in diesen beiden Fällen war zur Zeit der Operation am Vorderpol der Beginn der Blastodermbildung. Beide waren im vordersten Teil der Keimstreifanlage bzw. vor derselben kauterisiert worden. Auch sie machten vor der Fixation einen lebensfähigen Eindruck. Das eine Objekt zeigte fast das gleiche atypische Verhalten wie in obigem Falle: hinter der Defektzone war wohl eine histologische Differenzierung möglich, von einer normalen Formbildung konnte jedoch keine Rede sein. Der andere Keim konnte es überhaupt zu keiner embryonalen Differenzierung bringen, sondern zeigte ein Verhalten, wie es die spätere Abb. 25 etwa zum Ausdruck bringt: ungehinderte Kernvermehrung, aber keine Blastodermbildung hinter der Defektzone.

Man kann also sagen, daß bei Operationen im vordersten Teil des Eies auf späteren Stadien, insbesondere zu Beginn der Blastodermbildung, die ja am Vorderpol ihren Anfang nimmt, die normale Entwicklung hinter der Defektzone oder auch nur im hinteren Teil des Eies, mehr oder weniger stark gehemmt oder abnorm war.

Da nur eine ganz geringe Anzahl solcher Fälle zur Untersuchung kam, läßt sich über die kausalen Zusammenhänge vorläufig nichts aussagen.

Schließlich soll noch ein letzter Fall erwähnt werden, der gleichfalls aus der Gesamtheit der Ergebnisse etwas herausragt:

6. Obj. C c III 167: Kaut. 8. Teilstrich, ventrolateral, 1,6 Amp., 1″ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 6 Tage (22° C).

Äußerlich normaler Entwicklungsverlauf im vorderen Teil des Eies; am Hinterpol ist eine Differenzierung nicht zu erkennen. Das Ei wurde am 6. Tage weich.

Mikrosk. Befund: Zur Zeit der Operation war die Plasmasonderung eingetreten, die Blastodermbildung im Keimstreifbereich jedoch noch nicht erfolgt. Der Defekt ist streng lokalisiert und reicht vom 6.—9. Teilstrich. Die operierte Zone ist an den Rändern von der Oberfläche abgelöst und vom nicht geschädigten Eimaterial teilweise abgegrenzt. An ihrer inneren Grenze liegen mehrere, wohl erst sekundär geschädigte degenerierte Furchungskerne. Am Vorderpol und vor der defekten Zone liegen die typischen extraembryonalen Zellen, die halbseitlich schon ab Teilstrich 3 stark degenerativen Charakter aufweisen; sie sind wohl sekundär geschädigt. Ab Teilstrich 5 beginnt der Keimstreif, der im Querschnitt, wenn auch keine normale, so doch eine gewisse Ganzbildung erkennen läßt. Zwischen Teilstrich 6 und 9 liegt halbseitlich die operierte Zone. In ihrem vordersten Teil macht der dicht anliegende Keimstreif den Eindruck einer Partialbildung; das Fehlen einer seitlichen Begrenzung in der embryonalen Bildung ist deutlich. Weiter nach hinten, doch noch im Bereiche der Defektzone (Abb. 19), macht sich die Tendenz des Keimstreifs, den Dotter zu umwachsen, also eine gewisse Regulation zur Ganzbildung, bemerkbar. Hinter dem Defekt ist wieder eine vollständige, wenn auch eine wie in den vorerwähnten Fällen etwas unregelmäßige Keimstreifdifferenzierung vorhanden. Auch hier war in den hinteren Eibezirken die Blastodermbildung sehr unvollkommen.

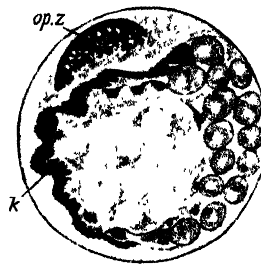


Abb 19. Querschnitt durch die Operationszone eines am achten Teilstrich ventrolateral kauterisierten und 6 Tage aufgezogenen Eies.

Nach Eintritt der Plasmasonderung im Bereich der präsumptiven Keimstreifanlage gesetzte Defekte konnten nicht oder nur unvollständig reguliert werden. Die Determination dieser Eiregion muß auf diesem Stadium vollzogen sein. In den meisten Fällen kommt der dem operierten Bezirk entsprechende Teil des Keimstreifs nicht zur Bildung. Die Differenzierung ist eine partielle, indem alle nicht geschädigten Teile sich wie im Normalfall entwickeln; auf die Entwicklungshemmung in nicht direkt geschä-

digten Eibezirken in einigen Spezialfällen soll vorerst nicht eingegangen werden. Gewisse Regulationen waren nur dann zu erkennen, wenn der Defekt nicht direkt ventral angebracht war.

3. Zusammenfassung.

Wird innerhalb der ersten 3—4 Stunden nach der Eiablage, wenn die Sonderung der präsumptiven Keimstreifanlage durch Verstärkung der peripheren Plasmaschicht zwischen dem 4. und 14. Teilstrich noch nicht erfolgt ist, in diesem Bereich der Ventralseite ein bestimmter Bezirk durch Brennung ausgeschaltet, so entsteht trotzdem ein mehr oder minder normaler Keimstreif, indem unterhalb der sich abgrenzenden Defektzone der entsprechende Teil des Keimstreifs zur Differenzierung kommt. Ein solcher Keimstreif konnte sich je nach Aufzuchtdauer bis zum Beginn der Organdifferenzierung entwickeln. Wird nach der Sonderung der Keimstreifanlage, aber noch auf den frühesten Stadien der Kernvermehrung, etwa 6—12 Stunden nach der Ablage, in diesem Bereich ein bestimmter Bezirk an der Entwicklung verhindert, so kommt der dieser Zone entsprechende Teil des Keimstreifs nicht oder nur sehr mangelhaft zur Entwicklung. Der Keimstreif bildet sich nur partiell, was besonders bei ventrolateral gesetzten Defekten in Erscheinung tritt. Gewisse Regulationen, durch das normale Wachstum des Keimstreifs bedingt, können eintreten. Wird zu Beginn der Blastodermbildung in dem jedoch noch nicht differenzierten Keimstreifbereich ein Defekt gesetzt, so scheinen überdies die hinter der Defektzone gelegenen Eiteile in der Entwicklung sehr abnorm zu werden.

Vor Eintritt der Plasmasonderung sind die einzelnen Teile des Keimhautblastems im Bereiche des 4.—14. Teilstrichs, der als präsumptive Keimstreifanlage anzusehen ist, noch nicht endgültig determiniert. Nach Eintritt dieser Plasmasonderung ist eine Regulation nicht oder nur unter besonderen Umständen möglich; die Determinierung der einzelnen Teile dieses Bereiches zur Keimanlage muß auf diesem Stadium vollzogen sein. Alle Eiteile zeigen dann bis zum Beginn der Organdifferenzierung ein gewisses unabhängiges Verhalten. Nach 8—10tägiger Aufzucht sind jedoch bei allen isoliert aufgezogenen Keimen Schrumpfungserscheinungen festzustellen, was wohl in erster Linie auf die Aufzuchtsbedingungen zurückgeführt werden muß. Bei den auf späteren Stadien — Beginn der Differenzierung am Vorderpol — gesetzten Defekten scheinen die Ergebnisse auf eine gewisse Abhängigkeit der hinteren Eiregionen von den vorderen in bezug auf eine normale Differenzierung hinzudeuten.

B. Operationen am Vorderpol.

(1.—4. Teilstrich.)

Ein großer Teil der hierher gehörenden Fälle zeigte völlig normale Entwicklung, die gegenüber der Norm kaum eine Verzögerung erkennen ließ.

Anzahl der operierten Keime: 31. Bei neun Objekten war kein Defekt nachweisbar bzw. nicht mehr nachweisbar, da nach 7—9tägiger Aufzucht die eventuell vorhandene kleine geschädigte Zone resorbiert worden war. Drei Keime waren bald nach der Operation abgestorben. Die übrigen zeigten in der Mehrzahl trotz eines deutlich vorhandenen Defektes gleichfalls normale Differenzierung. Im einzelnen waren hier die Ergebnisse folgende:

1. Vor Ausbildung der regionalen Plasmazonen.

Alter des Eies: 1—4 Stunden. Hier war das Kontrollalter für die Beurteilung des Operationsstadiums von besonderer Wichtigkeit, da die Beschaffenheit der operierten Zone im allgemeinen keine weitere Beurteilung zuließ.

1. Obj. C a III 78: Kaut. 1. Teilstrich, ventral, 1,6 Amp., 8″ Brenndauer, distales Ende der Heiznadel aufgelegt.

Aufzucht: 6 Tage (DT. 22° C).

Nach 3 Tagen trat am Hinterpol Ablösung von der Dotterhaut ein (normalerweise erfolgt diese Ablösung zunächst am Vorderpol). Nach 5 Tagen waren auch am Vorderpol Entwicklungsvorgänge erkennbar. Der Keim wurde weich.

Befund in toto: Schon bei Betrachtung in Alkohol fiel das Anliegen des vorderen Eipols an den Eihäuten auf, während sich an allen übrigen Teilen das Eimaterial nach der Fixation infolge Schrumpfung abgelöst hatte. Die Brennzone am 1. und 2. Teilstrich war deutlich sichtbar. Das in Nelkenöl aufgehellte Ei ließ schon bedeutend mehr Einzelheiten erkennen: am Vorderpol eine

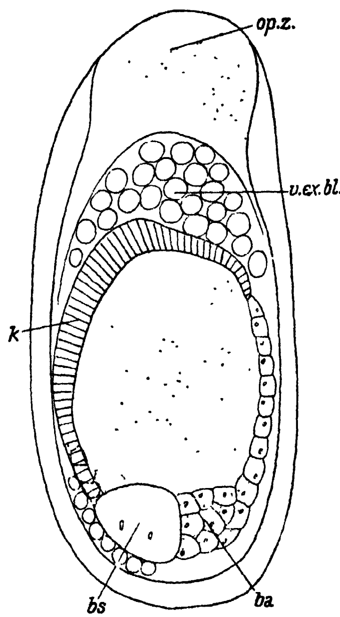


Abb. 20. Medianschnitt, schematisch, durch ein 6 Tage altes Ei, das am Vorderpol vor Ausbildung der Plasmabezirke kauterisiert wurde.

große geschädigte Zone, nicht scharf umgrenztes Material, das zur Entwicklung nicht verwandt worden war. Im übrigen jedoch war eine ganz normale Differenzierung des Keimes eingetreten, was durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt wurde.

Abb. 20 gibt einen schematisierten Medianschnitt durch dieses Ei: trotz Ausschaltung eines größeren Bezirks am Vorderpol fand eine normale Differenzierung aller Keimesteile, auch die des vorderen extraembryonalen Blastoderms, statt. Es muß also eine Verschiebung der einzelnen Keimbezirke nach hinten zu eingetreten sein, d. h. nach Verlust der vorderen Eiregion ist auch der übrige Teil des Eies fähig, sich als Ganzkeim zu entwickeln. Die Entwicklung hatte zur Zeit der Fixation das in Abb. 6 gegebene Stadium noch nicht ganz erreicht.

2. Obj. C II 36: Kaut. 1. Teilstrich, ventral, 1,6 Amp, 5″ Brenndauer.
Aufzucht: 6 Tage (DT. 19° C).

Die äußeren Entwicklungsvorgänge verliefen ziemlich normal. Nach 6 Tagen begann das Ei zu schrumpfen.

Mikrosk. Befund: Der Defekt war von geringer Intensität; er ist kaum nachweisbar. Er hatte eine kleine Verzögerung der Differenzierung am Vorderpol zur Folge. Es hat sich ein völlig normaler Embryo entwickelt, von gleichem Differenzierungsgrad wie im vorigen Falle.

Einen besonders interessanten Fall bot das folgende Objekt.

3. Obj. C b III 57: Kaut. 2. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., 5″ Brenndauer.
Aufzucht: 5 Tage (DT. 22° C).

Nach 4 Tagen trat am Hinterpol Ablösung, am Vorderpol Auflockerung ein; Ei noch lebensfrisch.

Befund in toto: Die Defektzone an der Ventralseite des Vorderpols ist als dunkler, halbmondförmiger, von der Umgebung scharf abgegrenzter Bezirk deutlich erkennbar. Die ganze vordere Eihälfte ist von den schaumigen, degenerierenden Zellen des extraembryonalen Blastoderms eingenommen. In der hinteren Eihälfte ist der Keimstreif als verkürztes und anormal verdicktes Gebilde durch die Eihüllen erkennbar.

Abb. 21 zeigt diesen Keim bei Betrachtung in Nelkenöl, und zwar a) von der Seite, b) von der Dorsalseite. Neben dem Keimstreif waren insbesondere auch die Blastodermsyncytien deutlich.

Die mikroskop. Untersuchung ergab, daß alle embryonalen und außerembryonalen Bildungen histologisch differenziert waren, die Anordnung der einzelnen Keimesteile jedoch durchaus abnorm war. Der

Dotter war in der hinteren dorsalen Polecke zusammengedrängt und nicht vom Keimstreif umwachsen.

Die Defektsetzung am Vorderpol hat hier fast die ganze vordere Eihälfte für eine embryonale Differenzierung unfähig gemacht. Nur ein Blastoderm im Sinne eines extraembryonalen kam zur Entwicklung. Der Keimstreif differenzierte sich in der hinteren Hälfte als etwas verkleinerte und auch sehr abnorme Ganzbildung. Zur Zeit der Operation

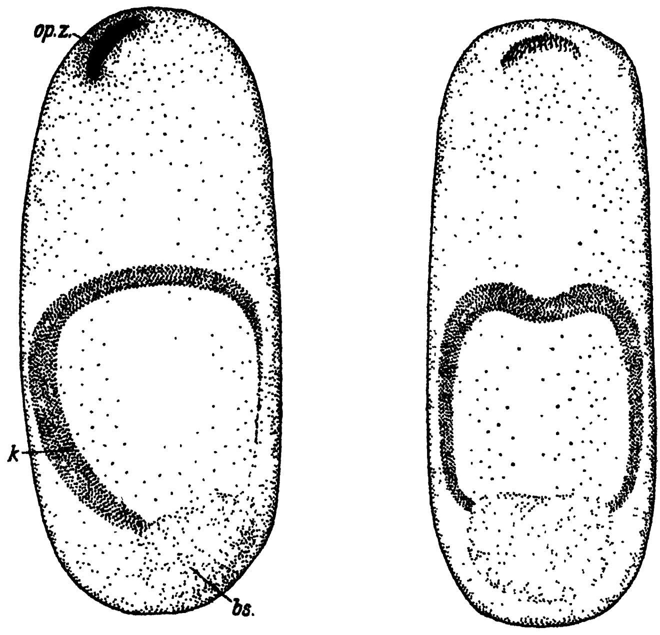


Abb. 21. Totalansicht eines in Nelkenöl aufgehellten Keimes, der am Vorderpol vor Ausbildung der Plasmabezirke kauterisiert wurde. a) von der Seite, b) von der Dorsalseite, schematisch.

konnte die Determination der Keimanlage und der übrigen Eibezirke noch nicht endgültig erfolgt sein. Selbst die Schädigung eines so großen Bezirks wie im vorliegenden Falle hatte noch eine Ganzbildung zur Folge.

War der Defekt allgemeiner in seiner Wirkung und von größerer Intensität, ohne dabei einen bestimmten Bezirk primär abzutöten, so kam es im weitaus größten Teil des Eies zu keiner Differenzierung, weil alsbald durch sekundäre Schädigung ein großer Teil der Furchungskerne zugrunde ging.

4. Obj. C a III 71: Kaut. 1. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., 7″ Brenndauer, distales Ende der Heiznadel aufgelegt.

Aufzucht: 5 Tage (DT. 20° C).

Erst nach 4 Tagen war das erste äußerlich sichtbare Zeichen einer Entwicklung zu erkennen; am Hinterpol trat eine Ablösung des Eiinhalts von den Eihüllen ein, wie es in der Abb. 22a dargestellt ist; am Vorderpol keine Veränderung.

Mikrosk. Befund: Der Defekt war von großer allgemeiner Wirkung; er schädigte die Oberfläche der ganzen vorderen Eihälfte und

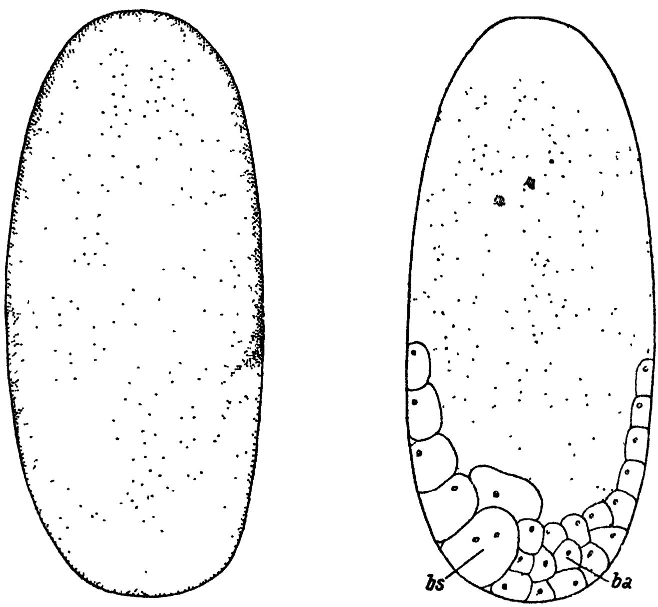


Abb. 22. Ein 6 Tage aufgezogenes, am Vorderpol vor Ausbildung der Plasmabezirke sehr allgemein geschädigtes Ei. a) Ansicht in toto, b) Längsschnitt, schematisch

reichte auch tief in das Eiinnere. Die nach den vorderen Randbezirken wandernden Furchungskerne gerieten bald in geschädigtes Eimaterial und wurden hier an der weiteren Vermehrung gehindert. Später degenerierten sie. Nur in der hinteren Eihälfte kam es zu einer nicht ganz normalen Blastodermbildung, die im Gegensatz zum vorher erwähnten Fall zu keiner Ganzbildung fähig war. Abb. 22b gibt einen schematischen Längsschnitt durch diesen Keim wieder.

Der Unterschied in den beiden letztgenannten Fällen ist offenbar auf die verschiedene Wirkungsweise der Brennung zurückzuführen. Im

Falle C b III 57 war ein bestimmt begrenzter Bezirk von der Entwicklung total ausgeschaltet, der eine in der hinteren Hälfte abnorm zusammengedrückte Ganzbildung zur Folge hatte. In der nächsten Nähe der operierten Zone war den Furchungskernen der Zugang zur Oberfläche offen, sie waren nicht geschädigt, konnten sich vermehren und eine Differenzierung auslösen.

Im anderen Fall war jedoch der Vermehrung der Furchungskerne im vorderen Eiteil durch sekundäre Schädigung — hier war ein großer Teil des Eies nicht total ausgeschaltet, aber allgemein wohl infolge der langen Brenndauer stark geschädigt — bald ein Ziel gesetzt, so daß eine große Anzahl der Kerne an der weiteren Entwicklung nicht teilnehmen konnte. Möglicherweise war in diesem Fall auch die Determinierung bereits eingeleitet. Es kam daher nur zu einer Partialentwicklung, indem am Hinterpol und in der Gürtelzone sich ein Blastoderm differenzierte. Diese Bezirke entwickelten sich also völlig unabhängig von der Keimanlage.

5. Obj. C c III 150: Kaut. 1. Teilstrich, 1,8 Amp., 1″ Brenndauer. Aufzucht: 5 Tage (DT. 21° C).

Das Ei wurde schon nach 4 Tagen weich; äußerlich keine Entwicklungsvorgänge nachweisbar. Nach 5 Tagen begann der Keim zu schrumpfen.

Befund: Der Defekt war von noch größerer Wirkung wie im vorhergehenden Falle. Selbst in der hinteren Eihälfte war die Furchung stark gehemmt. Es liegen hier nur wenige Zellen an der Peripherie wie auch im Innern; keine Blastodermbildung. Hier war eine noch stärkere Schädigung der Furchungskerne eingetreten.

2. Nach Eintritt der regionalen Plasmasonderung.

Die Operation erfolgte auf einem Stadium, auf dem die differenten Zonen des Keimhautblastems schon vorhanden oder in Bildung begriffen waren. Alter der Keime 6—18 Stunden.

1. Obj. C b III 10: Kaut. 2. Teilstrich, ventral, 1,8 Amp., 1″ Brenndauer. Aufzucht: 8 Tage (DT. 20° C).

Nach 6 Tagen trat am Hinterpol Ablösung und Auflockerung ein. Das Ei machte einen frischen Eindruck. Am 7. Tage war auch am Vorderpol geringe Ablösung von den Eihäuten zu bemerken.

Befund in toto, nach Aufhellung in Nelkenöl: Das hintere Eidrittel zeigt zelligen Charakter und hat sich fast völlig von dem an-

scheinend undifferenzierten übrigen Eiteil, der insbesondere am Vorderpol einen sehr degenerativen Eindruck macht, abgesondert.

Mikrosk. Befund: Der Defekt war von großer Wirkung. Ein Teil der Furchungskerne ist sofort sekundär geschädigt worden. Im hinteren Eidrittel ist eine Blastodermbildung eingetreten, die aber gleichfalls schon Degeneration erkennen läßt. Der unentwickelte Teil des Eies ist stark vacuolisiert.

Solche Fälle waren in größerer Anzahl vorhanden; sie alle hatten gemeinsam, daß sich zunächst bzw. als einzige äußerlich sichtbare Differenzierung ein Zurückweichen des Eiinhalts von den Eihüllen am Hinterpol vollzog (siehe Abb. 22a).

Drei Keime zeigten schon wenige Stunden nach der Operation Schrumpfung. Bei diesen waren alle bereits im vorderen Teil des Eies vorhandenen Furchungskerne primär geschädigt worden. Diese Keime zerfielen in kurzer Zeit.

Ein anderes Verhalten wiesen jene Keime auf, die einen kleineren und meist wohlbegrenzten Defekt gesetzt erhielten.

Diese Keime waren fähig sich zu differenzieren; es entstanden Partialkeime, insofern, als der Bezirk des vorderen extraembryonalen Blastoderms, je nach der Größe des Defektes, nicht oder nur in geringerem Umfange zur Entwicklung kam. Alle übrigen Eibezirke entwickelten sich wie im Normalfall und am normalen Orte.

2. Obj. Ca III 122: Kaut. 1. Teilstrich, ventral, 1,6 Amp., 10″ Brenndauer, Nadel mit der Spitze aufgelegt.

Aufzucht: 10 Tage (DT. 21° C).

Nach 3tägiger Aufzucht am Hinterpol Ablösung; nach 4 Tagen auch am Vorderpol Auflockerung; in der übrigen Zeit der Aufzucht normales Aussehen.

Befund in toto: Ganz normale »Embryobildung«; am Vorderpol liegt das Eimaterial bis Teilstrich 5 den Eihüllen an. Hier befindet sich ein großer Bezirk unverbrauchten Eimaterials im Zustande der Resorption.

Mikrosk. Befund: Der Keimstreif ist bis zum Beginn der Organbildung differenziert. Blastodermsyncytien fast vollständig vom Keimstreif umwachsen. Das vordere extraembryonale Blastoderm hat sich in bemerkenswert geringem Umfange differenziert. Einige Furchungskerne liegen, wohl erst sekundär geschädigt, in dem nicht entwickelten, zum Teil schon resorbierten Eibezirk. Der Keim steht in seiner Entwicklung hinter der der Kontrolleier kaum zurück. Eine weitere Ent-

wicklung wurde jedoch niemals bei den isoliert aufgezogenen Keimen beobachtet. Bei einer längeren Aufzucht verfällt das Ei allmählich der Degeneration.

Prinzipiell das gleiche Ergebnis wurde bei einer Anzahl ähnlich behandelter Keime festgestellt. Sie alle waren entsprechend der Aufzuchtdauer von 6—7 Tagen normal entwickelt; nur fehlte die Zone der vorderen extraembryonalen Zellen mehr oder minder ganz. Wenn der Defekt keinen scharf begrenzten Bezirk umfaßte, war die operierte Zone meist schon resorbiert.

Abb. 23 zeigt einen medianen Längsschnitt durch das folgende Objekt, halbschematisch.

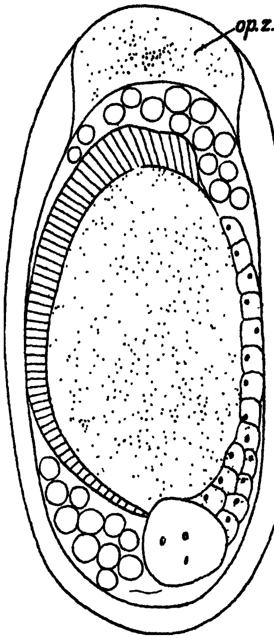


Abb. 23. Medianschnitt, schematisch, durch ein 5 Tage altes Ei, das nach Eintritt der Plasmasonderung am Vorderpol kauterisiert wurde.

3. Obj. C a III 21: Kaut. 1. Teilstrich, ventral, 1,8 Amp., 1″ Brenndauer.

Aufzucht: 5 Tage (23° C).

Nach 2 Tagen trat Ablösung am Vorderpol ein, nach 3 Tagen auch Auflockerung; auch am Hinterpol trat am 3. Tage Ablösung und Auflockerung ein.

Mikrosk. Befund: Defektzone vorn den Eihäuten anliegend, unverbrauchtes Eimaterial fast völlig resorbiert. Der Defekt war von geringer Intensität; normale Embryobildung. Der größte Teil des vorderen extraembryonalen Blastoderms ist nicht zur Differenzierung gekommen.

Für eine scharf begrenzte Defektzone soll noch das nächste Objekt als Beispiel angeführt werden:

4. Obj. C b III 139: Kaut. 1. Teilstrich, fast polar, 1,6 Amp., $^1/_2$″ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 7 Tage.

Nach 4 Tagen vorn geringe Ablösung; nach 7 Tagen erfolgte Aufhellung am hinteren Pol; Ei wurde weich.

Befund in toto: Der Keim liegt vorn den Eihäuten dicht an, operierte Zone ventral am Vorderpol deutlich begrenzt; im übrigen ziemlich normales Aussehen.

Mikrosk. Befund: Ein Frontalschnitt, ventral genähert (Abb. 24), zeigt einen ziemlich normal differenzierten Keimstreif in normaler Orientierung. Der Defekt ist auf den vorderen Teil des Eies als scharf umrissener Bezirk beschränkt; durch Ablösen ihrer Ränder von der Oberfläche ist die operierte Zone fast völlig vom überlebenden Eimaterial abgegrenzt. Das vordere extraembryonale Blastoderm fehlt ventral fast vollständig, es ist nur dorsal und seitlich zur Entwicklung gekommen; im übrigen normale Keimstreifdifferenzierung.

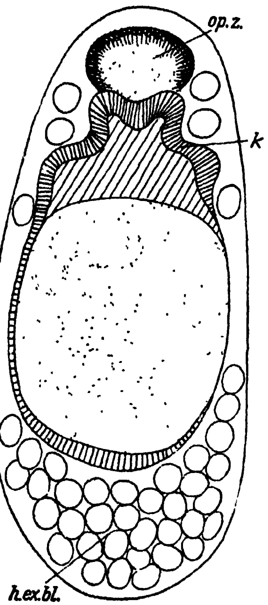


Abb. 24. Frontalschnitt, der Ventralseite genähert, durch ein 7 Tage aufgezogenes Ei, das nach der Plasmasonderung am Vorderpol kauterisiert wurde

3. Zusammenfassung.

Ein kleiner Defekt am Vorderpol, vor Beginn der Blastodermbildung gesetzt, verhindert die normale Differenzierung eines Ganzkeimes niemals. Wird vor Eintritt der regionalen Plasmadifferenzen im Keimhautblastem am Vorderpol ein Defekt von mittlerer Intensität gesetzt, der wohl einen größeren peripheren Bezirk von der weiteren Entwicklung ausschaltet, ihn jedoch nicht direkt abzutöten braucht, so entsteht immer ein fast normaler, je nach der Größe des Defektes etwas verkleinerter Ganzkeim, wobei der Keimstreif entsprechend nach hinten zu verlagert ist. Das geschädigte unverbrauchte Eimaterial wird meist bald resorbiert. Wird der Defekt erst nach Eintritt der Plasmasonderungen gesetzt, so fällt ein mehr oder weniger großer Teil des vorderen extraembryonalen Blastoderms von der Entwicklung aus; im übrigen normale Differenzierung der einzelnen Eibereiche. Der Keimstreif entsteht dann immer an normaler Stelle. Ist der gesetzte Defekt von stärkerer Intensität, so wird meist ein Teil der sich teilenden Furchungskerne sekundär geschädigt, und es kommt in einem großen Teil des Eies zu keiner Differenzierung. Nur in den hinteren Regionen kommt es allenfalls zu einer Blastodermbildung. Ein noch stärkerer Defekt kann auch diese hemmen; in diesem Falle waren meist die ersten Furchungskerne bald nach der Operation geschädigt worden.

Auch diese Versuchsergebnisse sprechen dafür, daß **vor** der Plasmasonderung die einzelnen Teile des Keimhautblastems noch nicht endgültig für ein bestimmtes Entwicklungsschicksal determiniert sind. Auch der Ort der Keimstreifanlage ist nicht starr präformiert, sondern kann je nach der Größe des am Vorderpol gesetzten Defektes nach hinten verlagert werden. **Nach** Ausbildung der Plasmazonen ist der Ort der Keimstreifanlage fest determiniert. Desgleichen scheinen auch die übrigen Eibezirke in bezug auf ihr Entwicklungsschicksal festgelegt zu sein. Inwieweit diese, wie auch die einzelnen Teile des Keimstreifs, zur Selbstdifferenzierung fähig sind, läßt sich aus den Befunden nicht entnehmen.

C. Operationen im Bereich des Hinterpols und der hinter der präsumptiven Keimstreifanlage gelegenen Eibezirke.

(15.—30. Teilstrich.)

Anzahl der operierten Keime: 73; davon normal: 29, bald nach der Operation abgestorben: 5.

1. Vor Ausbildung der regionalen Plasmazonen.

Die Plasmadifferenzierung im Keimhautblastem war noch nicht erfolgt. Alter des Eies 1—4 Stunden. Der Polkörper ist noch ein kompaktes bis leicht gelockertes Gebilde. Die genauere Feststellung des Entwicklungszustandes zur Zeit des operativen Eingriffes konnte in vielen Fällen auf den Schnitten durch die operierte Zone gemacht werden.

a) bei totaler Ausschaltung des Hinterpols:

1. Obj. C b III 155: Kaut. 30. Teilstrich, basaler Teil der Heiznadel dem Pol tangential angelegt, Heizstärke 1,7 Amp., 1″ Brenndauer.

Aufzucht: 7 Tage (DT. 21° C).

Laut Protokoll zeigte das Ei in den ersten 4 Tagen äußerlich keine Entwicklung. Am 5. Tage trat Auflockerung am Vorderpol und geringe Ablösung des Eiinhalts von seinen Hüllen ein. In den folgenden beiden Tagen wurde die Auflockerung etwas stärker; das Ei wurde weich und begann zu schrumpfen.

Mikrosk. Befund: Abb. 25 gibt einen Medianschnitt durch dieses Objekt. Der Defekt erstreckt sich primär auf den hinteren Eipol. Es ist ein relativ kleiner, gut lokalisierter und von den Eihäuten bereits abgelöster Bezirk, der in seiner Mitte den Polkörper noch als sehr kompaktes Gebilde und wohl auch den größten Teil der Symbionten enthält.

Abgesehen vom Kontrollalter des Eies, konnten auf Grund dieses Befundes die Plasmadifferenzierungen zur Zeit der Operation noch nicht eingetreten sein.

Eine größere sekundäre Schädigung ist offenbar nicht erfolgt. Wie aus dem Schnittbild hervorgeht, fehlt diesem Keim die Fähigkeit, eine normale Differenzierung auszuführen; selbst die normale Blastodermbildung war unterdrückt. Wohl liegen in der Nähe der ventralen Oberfläche »embryonale Zellen«, d. h. Teilungskerne, die auf ihrem Weg etwas Plasma um sich abgegrenzt haben, in großen Haufen unregelmäßig beisammen, und die übrigen Eibezirke, sowohl vorn wie hinten, sind von gleichfalls unregelmäßig im Dotter verteilten Zellen eingenommen, die ihrer cytologischen Beschaffenheit nach als mehr oder minder degenerierte »extraembryonale Zellen« aufgefaßt werden müssen.

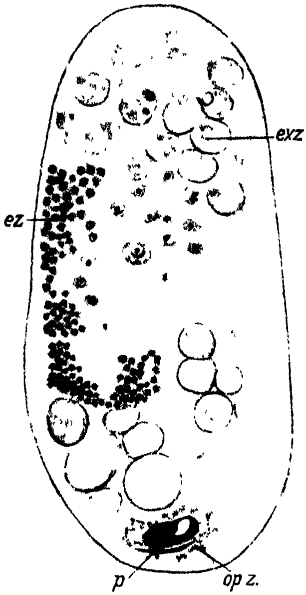


Abb. 25. Medianschnitt durch ein 7 Tage aufgezogenes Ei, das vor Ausbildung der Plasmazonen am Hinterpol kauterisiert wurde

Die Kernvermehrung konnte in diesem Keim normal vor sich gehen. Doch spricht nichts dafür, daß die zur Oberfläche gewanderten Furchungskerne im Bereich der präsumptiven Keimanlage vorübergehend ein Blastoderm differenziert haben, das hernach der Auflösung anheimfiel. Das war vielleicht in der Region des Vorderpols der Fall, so daß die Differenzierung der extraembryonalen Zellen auf mehr oder weniger normalem Wege geschah. Die Differenzierung zu »embryonalen Zellen«, sofern man hier überhaupt von einer Differenzierung sprechen kann — denn es sind kleine, runde, plasmareiche Zellen mit deutlich hervortretendem Nucleolus —, geschah wohl in der Weise, daß die Furchungskerne größere Plasmamengen in diesem Bereich des Eies um sich abgrenzten und infolgedessen in der Nähe der Oberfläche eine erhöhte Teilung aufwiesen. Es ist jedenfalls nicht notwendig, zwei verschiedene Kernqualitäten annehmen zu müssen.

Die Unfähigkeit des Keimes, sich normal zu differenzieren, ist offenbar im Ausschalten des hinteren Eipoles zu suchen. Das Ei zeigte nach einer Aufzucht von 7 Tagen keinen abnorm degenerativen Charakter, die »embryonalen Zellen« machten einen noch durchaus vitalen Eindruck.

Das folgende, auf gleichem Stadium operierte Objekt gelangte schon nach 2tägiger Aufzucht zur Untersuchung; es kann daher über die Entstehungsweise der beiden verschiedenen cellulären Bildungen einigen Aufschluß geben.

2. Obj. C II 63: Kaut. 29. Teilstrich, ventral, 1,8 Amp., 1″ Brenndauer, Heiznadel basal aufgelegt.

Aufzucht: 2 Tage (DT. 19° C).

Äußerlich waren an diesem Keim keine Veränderungen wahrnehmbar.

Mikrosk. Befund: Der relativ starke Defekt erstreckt sich vom Pol ventral bis zum 25. Teilstrich und ist scharf lokalisiert; seine Ränder sind bereits nach innen etwas eingebogen. Dorsal ist die hintere Plasmaverdickung des Keimhautblastems schwach angedeutet, während sie ventral durch die Defektsetzung verhindert war. Hier, am inneren Rande der operierten Zone, befindet sich eine größere Plasmaansammlung. Auf der übrigen, nicht primär geschädigten Ventralseite, also insbesondere im Bereich der Keimstreifanlage, ist eine bemerkenswerte Verdickung des Randplasmas nicht zu bemerken. In der Nähe der Oberfläche liegen zahlreiche Furchungskerne. Direkt am Vorderpol ist eine blastodermale Bildung erfolgt, die Zellen haben sich seitlich und nach außen abgegrenzt, nicht dagegen nach dem Dotter. Dieses frühe Entwicklungsstadium zeigt deutlich eine Behinderung der normalen Furchung, namentlich im Bereiche der Keimstreifanlage. Für eine normale Keimstreifdifferenzierung fehlen hier die Voraussetzungen.

Das gleiche Ergebnis bei direkter Ausschaltung der hinteren Polkappe auf diesem Stadium zeigten noch einige Objekte. Man kann wohl sagen, daß alle diese Keime einen undeterminierten Eindruck machten. Von besonderem Interesse ist es nun, daß eine Anzahl Eier, die den gleichen Versuchsbedingungen ausgesetzt waren (Brennung der Polkappe ventral bis polar) und ihrer morphologischen Beschaffenheit nach fast den gleichen Entwicklungsgrad zeigten, ganz andere Resultate erbrachten.

3. Obj. Ce III 141. Kaut. 30. Teilstrich, polar, Heizstärke 1,6 Amp., 1″ Brenndauer, Heiznadel basal.

Aufzucht: 5 Tage (DT. 20° C).

Erst nach 5 Tagen zeigte das mittlerweise etwas weich gewordene Ei am Vorderpol geringe Aufhellung.

Befund in toto: Das in Nelkenöl aufgehellte Ei zeigte am Hinterpol deutlich die Defektzone, die genau die Polkappe einnahm. Der durchscheinende Keimstreif war im Gegensatz zur Norm nach vorn verlagert.

Mikrosk. Befund: Ein medianer Schnitt (Abb. 26) gibt uns die Verhältnisse in diesem Keim deutlich wieder.

Der Defekt ist primär auf den hinteren Pol lokalisiert und reicht sekundär etwa bis zum 27. Teilstrich vor. Die Operation ist vor der Ausbildung der regionalen Plasmaverschiedenheiten erfolgt, denn in der Mitte der abgetöteten Zone, die sich von der Dotterhaut abgelöst hat, liegt der Polkörper noch als voluminöses, vielleicht ein wenig locker gewordenes Gebilde. Die Ausschaltung dieses Polbezirks verhinderte hier nicht die Differenzierung aller übrigen Eiteile. Von besonderem Interesse ist die Verlagerung des Keimstreifs nach vorn. Während normalerweise die Keimstreifregion in ihrer Anlage sich vom 4. bis 14. Teilstrich erstreckt, dehnt sie sich hier direkt vom vorderen Pol bis etwa zum 10. Teilstrich aus, wobei schon ein geringes Wachstum des Keimstreifs an seinem hinteren Ende berücksichtigt ist. Der vorderste Eibereich, der normalerweise die Bildungsstelle der vorderen extraembryonalen Zellen ist, wurde hier auf Kosten dieses Blastodermbezirks zu einem anderen Schicksal bestimmt. Dorsal und seitlich konnte sich ein extraembryonales Blastoderm entwickeln. Entsprechend der Keimstreifanlage ist auch die Region des hinteren extraembryonalen Blastoderms nach vorn verschoben. Zur Differenzierung der »Gürtelzone« kam es nicht mehr, offenbar durch die sekundäre Beeinflussung des relativ starken Defektes. Daraus dürfte sich auch zum Teil der Mangel einer weiteren Differenzierung erklären. Das Ei begann schließlich zu degenerieren.

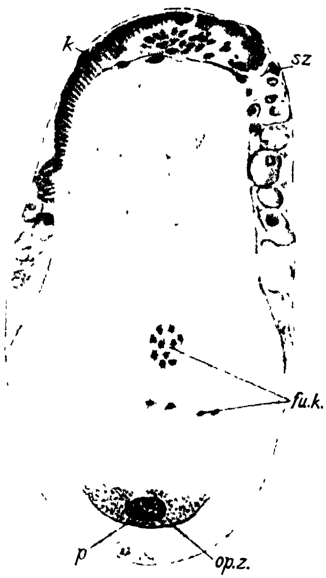


Abb 26 Medianschnitt durch ein 5 Tage aufgezogenes Ei, das vor Ausbildung der Plasmabezirke am Hinterpol kauterisiert wurde

Auch dieses Ergebnis beweist, daß vor der Ausbildung der differenten Plasmaregionen die einzelnen Teile des Eies noch nicht für eine bestimmte Bildung endgültig determiniert sind. Bei totaler Ausschaltung des hinteren Poles werden die präsumptiven Regionen entsprechend nach vorn verlagert. Die Determinierung der Eibezirke, insbesondere auch der Region der Keimstreifanlage, muß also erst nach der Operation eingetreten sein.

In den zuerst dargestellten Fällen war bei der völlig gleichen Defektsetzung eine Differenzierung überhaupt nicht erfolgt, der Keim also offensichtlich nicht determiniert worden.

Wenn man bei den in den Abb. 25 und 26 aufgezeigten Schnittbildern den Polkörper in der operierten Zone etwas genauer betrachtet, soweit dies die gesetzte Brennung zuläßt, so lassen sich im Gefüge dieses Körpers, der seine Gestalt noch nicht verändert hat, doch feine Unterschiede erkennen. Der Polkörper von Abb. 26 weist winzige, fein verteilte Vacuolen auf, zeigt also bereits ein etwas lockeres, blasiges Gefüge, im Gegensatz zu dem noch durchaus kompakten Körper von Abb. 25. Letzterer dürfte daher einem etwas jüngeren Keim angehören.

Daraus lassen sich bereits einige wichtige Schlüsse ziehen:

Wird unmittelbar nach der Eiablage der Hinterpol total ausgeschaltet, so ist das Ei zu keiner Differenzierung fähig; die Determinierung der einzelnen Eibereiche kann nicht erfolgen. Erfolgt die gleiche Operation auf einem nur etwas älterem Stadium, so sind die überlebenden Eiteile zu einer Differenzierung befähigt. Die Determination dieser überlebenden Teile zu ihrem Entwicklungsschicksal konnte dann also trotz Ausschaltung des Hinterpols erfolgen.

Am hinteren Pol des *Camponotus*-Eies muß ein für die Determinierung der Eibereiche verantwortliches »Centrum« seinen Sitz haben, das unmittelbar nach der Ablage in seiner Wirkung noch auf den hintersten Teil des Eies beschränkt ist; aber schon kurze Zeit später — man möge bedenken, daß diese ersten morphologisch sichtbaren Entwicklungsvorgänge in kaum 6 Stunden ablaufen —, wenn der Polkörper noch keine gestaltliche Veränderung zeigt, hat dieser hinterste Eibezirk seinen determinierenden Einfluß auf den ihm nach vorn folgenden Bezirk ausgeübt. Wird jetzt der Hinterpol operativ ausgeschaltet, so kann der bereits determinierte Bezirk durch Beeinflussung immer weiter nach vorn gelegener Teile diese zu ihrem Entwicklungsschicksal determinieren.

Dabei scheint der Ort der Keimstreifanlage durchaus nicht an eine bestimmte Zone des Eies gebunden zu sein, sondern kann, wenn der Keim durch Ausschalten seines hinteren Endes verkleinert wird, entsprechend nach vorn verlagert werden, genau wie bei Ausschalten des vordersten Eiteiles der Ort der Keimstreifanlage entsprechend weiter nach hinten gerückt war. Die Tendenz des überlebenden Eiteiles, sich zu einem Ganzkeim zu regulieren, ist deutlich. Diese teilweise noch hypothetischen Erwägungen über die Wirkung eines Centrums werden durch die Betrachtung der nun folgenden Fälle gestützt.

4. Obj. C II 65: Kaut. 30. Teilstrich, polar, 1,8 Amp., $^1/_2''$ Brenndauer, basaler Teil der Nadel aufgelegt.

Aufzucht: 5 Tage (DT. 20° C).

Nach 3 Tagen trat am Vorderpol geringe Auflockerung ein, nach 5 Tagen auch Zurückweichen des Eiinhalts am Vorderpol. Ei schrumpfte.

Befund in toto: Nach Aufhellung in Nelkenöl hebt sich der *dunkle polare beschädigte Bezirk* von den übrigen Eiregionen ab; am Vorderpol gewisse Auflockerung. Der hintere Bezirk liegt den Eihüllen dicht an.

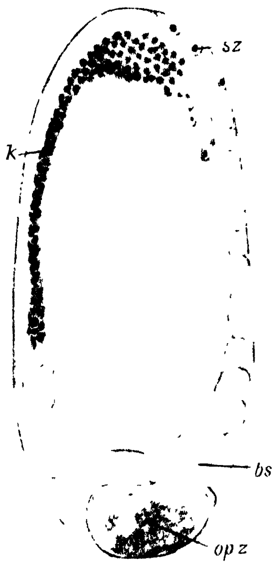


Abb. 27. Medianschnitt durch ein 5 Tage aufgezogenes Ei, das vor Ausbildung der Plasmabezirke direkt am Hinterpol geschädigt wurde.

Mikrosk. Befund: Der Defekt ist auf die hintere Polkappe lokalisiert. Die Operation war von mittlerer Stärke. Sie tötete diesen Bezirk nicht völlig, sondern schädigte ihn nur schwer. Für die weitere Entwicklung konnte er keine Verwendung finden, wohl aber konnten gewisse Veränderungen in seinem Inneren vor sich gehen. Der Bezirk hat sich vom übrigen Ei völlig abgekapselt und ist an seinem inneren Rande schon sehr vacuolisiert. Der Polkörper ist nicht nachzuweisen.

Abb. 27 zeigt einen Medianschnitt durch diesen Keim. Er entspricht in seiner Differenzierung etwa jenem der Abb. 5. Median reicht der Keimstreif bis an den Vorderpol, ein vorderes extraembryonales Blastoderm kam an dieser Stelle nicht zur Entwicklung. Das Blastoderm ist völlig geschlossen, es wird am Hinterpol von den Blastodermsyncytien eingenommen. Der Defekt liegt völlig isoliert außerhalb des differenzierten Keimes, dem alle Hinterpolzellen mit den Symbionten fehlen.

Wir haben hier eine typische Regulation vor uns. Die Determinierung der Keimanlage kann auf dem Operationsstadium noch nicht erfolgt bzw. beendet gewesen sein.

5. Obj. C e III 157: Kaut. 29. Teilstrich, ventrolateral, Heizstärke 1,7 Amp., Brenndauer $^1/_2''$, basaler Teil der Nadel.

Aufzucht: 7 Tage (DT. 21° C).

Laut Protokoll war nach 5 Tagen äußerlich noch keine Differenzierung zu erkennen. Nach 6 Tagen wurde das Ei weich und schrumpfte.

Mikrosk. Befund: Der Defekt liegt am hinteren Pol, ventral bis seitlich und erstreckt sich primär vom 30.–27. Teilstrich, sekundär jedoch weiter nach vorn reichend. Der starke Defekt hat sich an seinen Rändern von der Dotterhaut losgelöst. Der genaue Entwicklungszustand zur Zeit der Operation läßt sich infolge der starken Brennung am Hinterpol nicht mehr feststellen. Nach der Kontrolle kann das Ei bis 4 Stunden alt gewesen sein.

In der vorderen Eihälfte liegen wie bei Abb. 25 embryonale und extraembryonale Zellen ungeordnet im Dotter, letztere gegen die Mitte zu schon in geringerer Anzahl. Die allgemeine Schädigung reicht hier über den größten Teil der hinteren Hälfte. Über den geschädigten Eibezirk hinaus war auf dem Operationsstadium der determinierende Einfluß offenbar noch nicht gelangt.

b) Defekt in der »Gürtelzone« gesetzt:

6. Obj. Ca III 68: Kaut. 21. Teilstrich, ventrolateral, 1,7 Amp., 7″ Brenndauer, mit dem distalen Teil der Nadel.

Aufzucht: 3 Tage (DT. 22° C).

Äußerlich waren an diesem Ei keine Entwicklungsvorgänge erkennbar; der Keim wurde nach 3 Tagen weich und begann zu schrumpfen.

Mikrosk. Befund: Der Defekt ist wie bei den meisten Brennungen von geringerer Intensität und größerer Brenndauer nicht scharf lokalisiert. Die Operation machte vor allem einen ventral bis seitlich gelegenen Bezirk, der sich vom 23.–27. Teilstrich erstreckt, entwicklungsunfähig. Direkt am hinteren Pol kam es zu einer, wenn auch etwas unregelmäßigen, Blastodermbildung (Abb. 28b). Unter der operierten Gürtelzone befinden sich nur wenige, bereits degenerierte Furchungskerne und mehrere jener typischen extraembryonalen Zellen, die verschiedentlich durch erhebliche Dotteraufnahme großen Umfang angenommen haben. Diese Zellen liegen auch allenthalben in der vorderen Eihälfte; dort liegen auch an der Ventralseite jene embryonalen Zellen kompakt beisammen, ohne irgendwelche Differenzierungen zu zeigen (Abb. 28a).

Der bestimmt vor Ausbildung der differenten Plasmazonen gesetzte Defekt verhinderte nach vorn eine Blastodermbildung im Bereich der präsumptiven Keimanlage. Da eine weitgehende Kernvermehrung eintreten konnte, war diese Region jedoch nicht direkt geschädigt. Hinter dem Defekt jedoch, im Bereiche des Hinterpols, war die Bildung eines Blastoderms ermöglicht. Im hinteren Polbezirk war also die Determinierung normal erfolgt oder war zur Zeit der Operation bereits ein-

getreten; der nach vorn fortschreitende determinierende Einfluß war aber noch nicht über die Defektzone hinaus erfolgt. Die vor dem Defekt gelegenen Eibezirke, insbesondere der Keimstreifbezirk, zeigen daher ein durchaus undeterminiertes Verhalten.

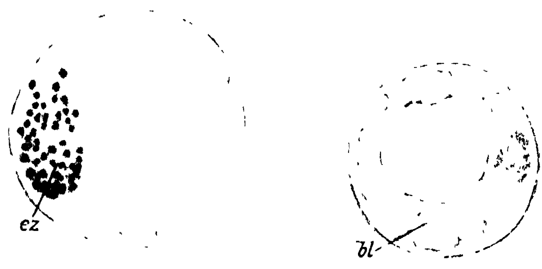


Abb. 28. Zwei Querschnitte durch einen 3 Tage alten Keim, der vor Ausbildung der Plasmabezirke in der »Gürtelzone« ventral kauterisiert wurde. a) durch die Keimstreifregion, b) durch den Hinterpolbezirk.

Im Anschluß daran mögen noch zwei weitere Fälle genannt werden, die bei relativ großer Schädigung nur wenige Stunden nach der Ablage auch vor dem Defekt Differenzierungen zeigen.

7. Obj. Ce III 117: Kaut. 28. Teilstrich, ventral, 1,8 Amp., $^1/_2$″ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 5 Tage (DT. 22° C).

Erst nach 4 Tagen trat am Vorderpol eine gewisse Auflockerung des Eiinhalts ein; Ablösung von der Dotterhaut erfolgte nicht. Am 5. Tage begann der Keim zu schrumpfen.

Befund in toto: Das in Nelkenöl aufgehellte Ei läßt eine deutliche Verlagerung des Keimstreifs nach vorn erkennen (Abb. 29). Vorn liegt der Dotterhaut eine einfache Lage extraembryonaler Zellen dicht an; darunter folgt der Keimstreif, der mit seinem Vorderende den Dotter zum Teil schon überwachsen hat. Auch an seinem Hinterende hat sich der Keimstreif vom Blastoderm abgelöst und nach innen geschoben. Der »Embryo« liegt fast ausschließlich in der vorderen Eihälfte.

Der mikroskopische Befund bestätigte die Untersuchung in toto. Der Keimstreif reicht in der Medianebene fast direkt an den Vorderpol; nur in den seitlichen Teilen konnten die extraembryonalen Zellen des Vorderpols zur Differenzierung kommen. Die nicht scharf begrenzte Defektzone liegt zwischen dem 25. und 29. Teilstrich. Die Operation war von großer Intensität. Im Inneren des Eies war noch etwas Cytoplasma gegen die Ventralseite geströmt; dabei liegen einige in Degenera-

tion befindliche Furchungskerne. Am Hinterpol selbst ist die Blastodermbildung infolge der indirekten Schädigung natürlich sehr unvollkommen. Auch der unmittelbar vor dem Defekt gelegene Teil der »Gürtelzone« ist nicht ganz normal differenziert; insbesondere waren die Zellverschmelzungen sehr gestört. Der Keimstreif reicht vom Vorderpol bis zur Eimitte, wobei an seinem hinteren Ende das Einbiegen und die Umwachsung des Dotters nach seiner Ablosung aus dem Blastodermverband schon begonnen hat. Seine Differenzierung entspricht jenem Stadium der Normalentwicklung, wie es in Abb. 8 dargestellt ist. Hinter dem Keimstreif hat sich das hintere extraembryonale Blastoderm und das dorsale Blastoderm normal entwickelt.

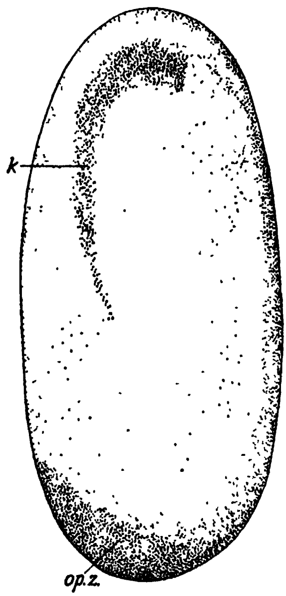


Abb. 29. Totalansicht eines 5 Tage aufgezogenen Keimes, der vor Ausbildung der Plasmabezirke am Hinterpol gekautert wurde. Schematisch.

Die Kauterisierung am 28. Teilstrich hatte hier die schwere Schädigung eines relativ großen Bezirks zur Folge. Im Eiinnern an dieser Stelle und an der Dorsalseite liegen wohl verschiedene Furchungskerne, die jedoch infolge der sekundaren Beeinflussung keine weiteren Teilungen, geschweige denn embryonale Differenzierungen auslosen konnten. Der genaue Entwicklungszustand zur Zeit der Operation war in diesem Falle nicht feststellbar; doch zeigten die Kontrollen eine Plasmadifferenzierung allenfalls nur im hinteren Teil des Eies. Die Determination der vor dem Defekt gelegenen Eizonen muß offenbar erst nach der Operation erfolgt sein, da die Keimstreifbildung sichtlich nach vorn verlagert ist.

Fast den gleichen Befund ergab auch der nachste Fall:

8. Obj. Ce III 160: Kaut. 29. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., 1″ Brenndauer.

Aufzucht: 6 Tage (DT. 22° C).

In den ersten 4 Tagen der Aufzucht war äußerlich keine Differenzierung zu erkennen. Das Ei war frisch und glänzend. Am 6. Tage erst machte sich am Vorderpol eine geringe Auflockerung bemerkbar. Das Ei wurde weich.

Mikrosk. Befund: Der Defekt liegt ventral zwischen dem 26. und 29. Teilstrich. Die Operation war von mittlerer Intensität. Der

Keimstreif ist bis an den Vorderpol verschoben und entspricht in seiner Differenzierung dem normalen Stadium der Abb. 5. Direkt am Hinterpol und dorsal ist ein normales Blastoderm entwickelt, ventral die Gürtelzone ist nur unvollkommen entwickelt. Unter dem Defekt liegen einige bereits degenerierte Furchungskerne. Der Keim wurde bestimmt vor der Ausbildung der regionalen Plasmaverschiedenheiten operiert, da seine Ablage kontrolliert war.

Die Determinierung der vor dem Defekt gelegenen Eibezirke war auch hier offenbar erst nach der Operation erfolgt; doch war in diesem Fall die Verbindung zwischen Hinterpol und Keimstreifregion nicht völlig durch den Defekt unterbrochen. Eine Blastodermbildung unter der Defektzone war wohl durch die sehr allgemeine Schädigung verhindert.

Dagegen war dies im folgenden Falle möglich, der wieder eine typische Regulation erkennen läßt:

9. Obj. C II 25: Kaut. 29. Teilstrich. ventral, 1,6 Amp., 2″ Brenndauer.

Aufzucht: 5 Tage (DT. 19° C).

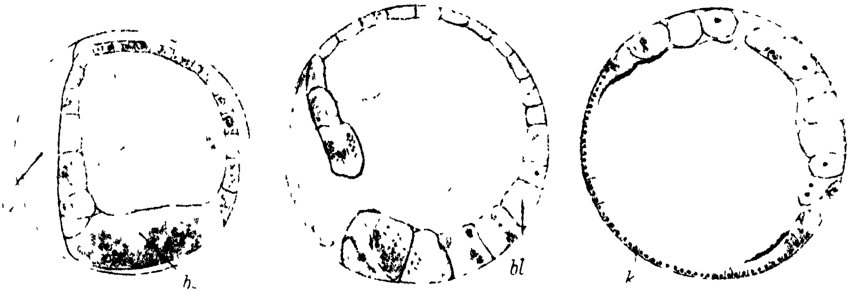
Erst nach 5 Tagen trat am Vorderpol etwas Aufhellung ein: Ei begann zu schrumpfen.

Mikrosk. Befund: Der Defekt war nur von geringer Intensität; er machte einen peripheren, etwas seitlich gelegenen Bezirk der Ventralseite vom Hinterpol bis fast gegen die Eimitte entwicklungsunfähig. Da der ausgeschaltete Bezirk ein den Eihäuten dicht anliegendes feinkörniges Material von Dotter und Plasma umfaßt, das ähnlich wie die Dottermasse kleine Vacuolen aufweist, so muß auch hier die Operation bald nach der Ablage stattgefunden haben. Ein direkter Brenndefekt liegt nicht vor. Es kam zu einer vollständigen Blastodermbildung: der hintere Polbezirk war nicht geschädigt; in der Operationszone nimmt das Blastoderm nicht die Eioberfläche ein, sondern zwischen Dotterhäutchen und Blastoderm liegt das geschädigte und nicht zur Entwicklung verwandte Eimaterial. Bei Betrachtung der Querschnittserie von hinten nach vorn ergibt sich das folgende Bild:

Am Hinterpol normales Blastoderm mit den typischen Bacteriocyten: ventral bis halb seitlich liegt in den folgenden Schnitten ein schmaler Streifen unverbrauchten Eimaterials zwischen Blastoderm und Eihaut, der sich in den weiter nach vorn folgenden Schnitten noch etwas verbreitert. Abb. 30a zeigt einen solchen Querschnitt durch das hintere Eidrittel: typisches Blastoderm in der Gürtelzone, infolge des Defektes etwas deformiert; Riesenzellen; die Defektzone ist völlig vom Keim

isoliert. Weiter nach vorn wird die operierte Zone wieder schmäler, hier ist das gebildete Blastoderm nicht geschlossen, die Dottermasse geht direkt in den peripheren, nicht zur Entwicklung gekommenen Eibezirk über (Abb. 30b). Die Abb. 30c gibt schließlich noch einen Querschnitt durch die vordere Eihälfte: normaler Keimstreif, noch einschichtig, die Keimblattdifferenzierung ist in diesem Bereich noch nicht im Gange, an seinem vorderen Ende ist jedoch das in Abb. 8 der Normalentwicklung dargestellte Stadium erreicht. Am Vorderpol hat sich das Blastoderm bereits abgelöst.

Dieses Objekt zeigt eine typische Regulation; die Determination des Keimhautblastems in diesem Bereich des Eies war zur Zeit der Operation



a b c

Abb. 30. Drei Querschnitte durch einen 5 Tage alten, in der hinteren Eihälfte nur ganz peripher geschädigten Keim. a) durch das hintere Eidrittel, b) durch die Gegend der Eimitte, c) durch den hinteren Teil des Keimstreifs.

gleichfalls noch nicht beendet. Bei entsprechender Defektsetzung vermag sich auch unter der Randschicht ein normales Blastoderm zu bilden.

Aus den bisher hier geschilderten Versuchen lassen sich zwei wichtige Resultate ableiten:

1. In den ersten Stunden nach der Ablage, solange die Plasmasonderung in der peripheren Schicht des Eies noch nicht erfolgt ist und der Polkörper noch als voluminöses Gebilde am Hinterpol liegt, sind die einzelnen Regionen des Eies, insbesondere auch die präsumptive Keimstreifregion, noch nicht endgültig determiniert.

2. Das Entwicklungsergebnis nach Ausschaltung des Hinterpols auf diesem Stadium zeigt zwei Möglichkeiten: im einen Falle zeigt der überlebende Keim ein gänzlich undeterminiertes Verhalten, insofern, als ihm jegliche Differenzierungsfähigkeit fehlt. Es kommt zu keiner Blastodermbildung. Da die Kernvermehrung nicht behindert ist, entstehen zwei Sorten von Zellen, embryonale und extraembryonale. Im anderen Falle jedoch weist der Keim eine mehr oder minder normale

Differenzierungsfähigkeit auf. Im Gegensatz zur normalen Entwicklung sind indeß die einzelnen Eizonen, insbesondere die Keimstreifregion, je nach der Größe des gesetzten Defektes nach vorn verlagert.

Während also im ersteren Falle ein Keimstreifbildung überhaupt unterbleibt, der die Differenzierung des Eies irgendwie beherrschende Teil also geschädigt sein muß, war im anderen Falle eine Keimstreifbildung ermöglicht. Da dieselbe zudem abnorm lokalisiert ist, muß in diesem Falle der Keim bzw. seine vor dem Defekt gelegenen Teile erst nach der Operation determiniert worden sein. Ferner soll auf jene Fälle nochmals hingewiesen werden, wo bei starker Defektsetzung in der Gürtelzone, hinter dem Defekt, also am Hinterpol eine Entwicklung eingetreten war, nicht aber in den vor dem Defekt gelegenen Eiregionen.

Diese Befunde führen zu dem zweiten wichtigen Ergebnis, das uns über den Ort, von dem aus die Determinierung offenbar erfolgt, und über den Determinierungsvorgang selbst Aufschluß gibt:

Am Hinterpol des Eies, das bei der Ablage noch nicht fest determiniert ist, befindet sich ein »Centrum«, das von hier aus, vielleicht auf die gleiche Weise wie das von Seidel bei *Platycnemis* beschriebene Bildungscentrum, nach vorn seinen Einfluß geltend macht.

Unmittelbar nach der Ablage ist noch kein Eibezirk determiniert, aber schon 1—2 Stunden später setzt dieser Vorgang ein, indem vom Hinterpol aus schrittweise die nach vorn gelegenen Regionen so beeinflußt werden, daß sie ihrerseits die übrigen Eiteile determinieren und bis zu einem gewissen Grade selbst die Rolle des »Centrums« übernehmen können.

Wird also sehr bald nach der Ablage der Hinterpol von der Entwicklung ausgeschaltet, so wird damit auch das »Centrum« entfernt, und der übrige Keim ist zu keiner Differenzierung fähig, außer einer Kernfurchung, die im allgemeinen im Sinne einer extraembryonalen erfolgt. Wird der gleiche Defekt aber schon wenig später angebracht (der Polkörper ist für die Feststellung des Zeitpunktes ein sehr feines Reagens), so kann die Determination erfolgen, da das Centrum seine determinierenden Fähigkeiten bereits an die nach vorn folgende Zone abgegeben hat, die nun ihrerseits in diesem Falle die Rolle des »Centrum« übernimmt. Innerhalb der überlebenden Keimesteile kommt es, falls der Defekt scharf begrenzt und nicht zu intensiv war, zu einer mehr oder minder vollkommenen Ganzbildung, wobei der Keimstreif entsprechend nach vorn verlagert wird. Dem sich differenzierenden Embryo fehlen natürlich die Bacteriocyten; das Fehlen eventuell weiterer Teile ließ sich auf den jungen Entwicklungsstadien nicht feststellen. War der

Defekt von größerer Ausdehnung und nicht scharf begrenzt, so waren diese Regulationen natürlich nicht oder nur unvollkommen eingetreten, da sie durch sekundäre Schädigung gehemmt wurden. Wurde der Defekt in der Gürtelzone angebracht und war er von größerer Intensität, so konnte sich wohl hinter der operierten Zone ein Blastoderm entwickeln, nicht aber in den vor dem Defekt gelegenen Teilen.

2. Während der Ausbildung der regionalen Plasmazonen.

Es folgen nun einige Fälle, wo die Plasmadifferenzierung zur Zeit der Operation bereits eingeleitet war, wo also in der »Gürtelzone« das Keimhautblastem eine beginnende Verstärkung aufwies, der Polkörper ein bereits lockeres Gefüge hatte. Alter der Eier 1–6 Stunden.

1. Obj. Ce III 164: Kaut. 23. Teilstrich, ventrolateral, 1,7 Amp., 1″ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht. 4 Tage (DT. 23° C).

Äußerlich waren an diesem Keim keine Entwicklungsvorgänge zu erkennen, er wurde weich und begann zu schrumpfen.

Mikrosk. Befund: Der Defekt erstreckt sich über die ganze Gürtelzone etwa vom 20.–26. Teilstrich. Die Operation ist sehr intensiv gewesen. Die primär geschädigte Zone liegt fast isoliert, da ihre Ränder nach innen umgeschlagen sind und den Defekt so vom entwicklungsfähigen Eimaterial abgegrenzt haben. Der Befund der nekrotischen Zone spricht dafür, daß zur Zeit der Operation bereits eine merkliche Verstärkung des Keimhautblastems in der Gürtelzone erfolgt war, ihren vollen Grad der Ausbildung jedoch noch nicht erreicht hatte. Die Plasmasonderung im vorderen Teil des Eies, in der präsumptiven Keimstreifanlage, die ja erst unmittelbar nach der hinteren Sonderung eintritt, dürfte auf dem Operationsstadium noch nicht erfolgt oder sich höchstenfalls im Anfangsstadium befunden haben.

Die Kernvermehrung ist in diesem Keim normal vor sich gegangen; hinter dem Defekt, in der Region des Hinterpols, ist ein typisches Blastoderm differenziert, das in der unmittelbaren Nähe der operierten Zone etwas abnorm ist. Im Bereiche der Defektzone selbst liegen vereinzelte Furchunsgkerne, insbesondere an der Dorsalseite, von etwas Plasma umgeben. Ein eigentliches Blastoderm ist in diesem Bereich auch lateral und dorsal nicht ausgebildet. Ventral einige sekundär geschädigte Furchungskerne (Abb. 31 a). Von besonderem Interesse ist nun das Verhalten der vor dem Defekt liegenden Eiregionen. Es kam in allen diesen Teilen zu keiner typischen Blastodermbildung. Abb. 31 b gibt einen

Querschnitt durch die Keimstreifzone wieder. Wohl haben sich in der ventralen Hälfte die Furchungskerne an der Peripherie eingefunden und Plasma um sich abgegrenzt, aber eine reguläre Blastoderm- bzw. Keimstreifbildung ist nicht erfolgt. Dorsal und am Vorderpol liegen verschiedene Zellen extraembryonalen Charakters.

Auf dem Operationsstadium war die Determination bereits eingeleitet, sie war im hinteren Abschnitt des Eies wohl schon vollzogen (Ausbildung der differenten Zone im Keimhautblastem der hinteren Hälfte). Sie war jedoch noch nicht endgültig in der vorderen Eihälfte. Mit der Defektsetzung wurde der Determinierungsvorgang für die vorderen Eibereiche sofort sistiert. Der determinierende Einfluß des operierten Bezirks auf die weiter nach vorn gelegenen Bezirke, insbesondere auf die präsumptive Keimstreifregion, war auf dem Operationsstadium noch nicht so weit erfolgt, daß diese Bezirke zur unabhängigen Differen-

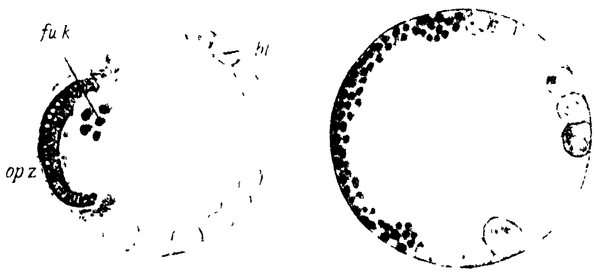


Abb. 31. Zwei Querschnitte durch ein 4 Tage altes Ei, das in der »Gürtelzone« bei beginnender Plasmasonderung kauterisiert wurde. a) durch die Operationszone, b) durch die Keimstreifregion.

zierung befähigt waren. Hinsichtlich des Ortes der Keimstreifentstehung scheint jedoch eine gewisse Determinierung bereits vorgelegen zu haben (Prädetermination), denn die Furchungskerne sammelten sich im Gegensatz zu jenen in den Abb. 25 und 27 dargestellten Fällen direkt an der Eiperipherie an, und zwar an jener Stelle, wo sich auch normalerweise der Keimstreif bildet.

Auch dieser Befund spricht für einen vom Hinterpol nach vorn fortschreitenden determinierenden Einfluß.

Im Anschluß hieran sind verschiedene Keime anzuführen, die gleichfalls im Bereich der »Gürtelzone« bzw. der präsumptiven Region des hinteren extraembryonalen Blastoderms sehr oberflächlich zumeist etwas seitlich kauterisiert wurden. Diese geringen Defekte verhinderten in keinem Fall die normale Differenzierung des übrigen Keimes; der primär ausgeschaltete Bezirk konnte jedoch meist nicht reguliert werden. Auch

in einigen Fällen mit intensiver Schädigung ist es zu einer Keimstreifbildung gekommen.

2. Obj. Cb III 66: Kaut. 28. Teilstrich, ventrolateral, 1,7 Amp., 6″ Brenndauer.

Aufzucht: 5 Tage (DT. 23° C).

Nach 3 Tagen trat am Vorderpol eine geringe Auflockerung ein, nach 5 Tagen begann das Ei zu schrumpfen.

Mikrosk. Befund: Der Defekt ist groß; er reicht vom Hinterpol bis zum 26. Teilstrich und machte den größten Teil dieses Bereiches entwicklungsunfähig. Nach dem Kontrollalter sowie nach der Beschaffenheit der nekrotischen Zone war auf dem Operationsstadium die Plasmadifferenzierung in der hinteren Hälfte des Eies offenbar schon eingetreten. In den mittleren Teilen des Eies liegen vereinzelt Furchungskerne (die sekundäre Schädigung war sehr groß), teilweise schon degeneriert. Zu einer regulären Bildung kam es erst im Bereich der Keimstreifregion, die sich vom 2. bis zum 11. Teilstrich erstreckt, also etwas nach vorn zu verlagert erscheint. Gewisse degenerative Anzeichen sind auch hier schon vorhanden, die in diesem Fall bestimmt auf die relativ starke Schädigung zurückzuführen sind

3. Obj. Ce III 176: Kaut. 29. Teilstrich, ventral, 1,5 Amp., 1″ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 6 Tage (DT. 21° C).

Nach 5 Tagen machte sich am Vorderpol eine Aufhellung bemerkbar; nach 6 Tagen Beginn der Schrumpfung.

Mikrosk. Befund: Der Defekt liegt fast ventral; er erstreckt sich vom 25.–29. Teilstrich; die Operation ist von mittlerer Intensität gewesen, ein primär geschädigter, scharf begrenzter Bezirk ist nicht vorhanden. Doch liegt eine große Allgemeinschädigung dieses Bereiches vor. Vor der Defektzone und auch dorsal normale Blastoderm- und Keimstreifbildung. Der Keimstreif ist nicht verlagert.

Dieser Fall leitet schon über zu jenen Versuchen, wo die Operation vorgenommen wurde nach Sonderung der differenten Plasmaregionen.

Wird hinter der präsumptiven Keimstreifanlage ein Defekt gesetzt, wenn die Plasmadifferenzierung in der hinteren Eihälfte bereits eingetreten ist, so kommt es entweder zu keiner Differenzierung der anscheinend schon prädeterminierten Keimesanlage, oder aber, je nach der Stärke des Defektes, zu einer Keimstreifbildung, die unter Umständen auch noch nach vorn verschoben sein kann.

3. Nach Eintritt der regionalen Plasmasonderung.

Die regionalen Plasmadifferenzen im Keimhautblastem sind eingetreten; siehe Abb. 3 und 4. Alter der Eier 6–18 Stunden nach der Ablage. Der Polkörper hat sich stark in die Länge gestreckt und beginnt sich aufzulösen.

a) bei totaler Ausschaltung der Hinterpolzone:

1. Obj. C II 61: Kaut 30. Teilstrich, 1,8 Amp., 1″ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 3 Tage (DT 19° C).

Äußerlich waren keine Entwicklungsvorgange zu erkennen; Ei noch frisch und glänzend.

Mikrosk Befund: Der Defekt ist auf den Hinterpol lokalisiert und im Bereich der primären Brennung scharf von der Umgebung abgegrenzt. Sekundär erstreckt sich die Schadigung bis zum Teilstrich 25, denn innerhalb dieser Zone ist es zu keiner Differenzierung gekommen, auch Furchungskerne sind hier nicht nachweisbar. Ein Polkörper ist in der operierten Zone als solcher nicht mehr zu erkennen, die Differenzierung der einzelnen Eibezirke ist in normaler Weise und am normalen Ort erfolgt. Es hat sich ein Keimstreif und ein typisches Blastoderm am Vorderpol gebildet Auch in der hinteren Eihälfte, soweit nicht sekundare Schädigung vorliegt, ist es teilweise zu einer Blastodermbildung gekommen. Gegenüber den Kontrollen ist das Ei in seiner Entwicklung nur wenig zuruck. Abb. 32 zeigt einen Mediansehnitt durch dieses Objekt.

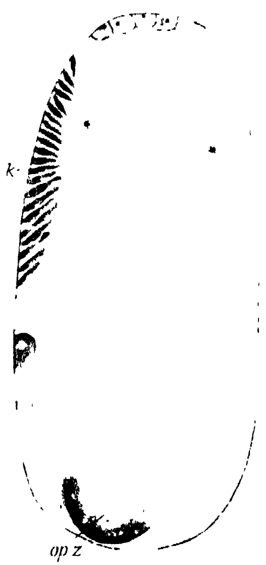


Abb 32 Medianschnitt durch ein 3 Tage aufgezogenes Ei, das nach Eintritt der Plasmasonderung am Hinterpol kauterisiert wurde

2. Obj. C II 54: Kaut. 30. Teilstrich, 1,8 Amp., 1″ Brenndauer, Nadel distal.

Aufzucht: 7 Tage (DT. 19° C).

Erst nach 5 Tagen waren außerlich gewisse Entwicklungsvorgange zu erkennen; Ablosung am Vorderpol, am Hinterpol etwas durchscheinend, nach 7 Tagen am Vorderpol starke Auflockerung.

Mikrosk. Befund: Der Defekt befindet sich am Hinterpol, ist nicht scharf begrenzt und war mehr von allgemeiner Wirkung. Er erstreckt sich ventral bis seitlich fast uber das hintere Eidrittel, ohne indeß an der Dorsalseite dieses Bereiches die Blastodermbildung verhindert zu haben. Auch in den ubrigen Eiregionen ist ein normales Blastoderm entwickelt, dessen Differenzierung besonders im Bereich des Keimstreifs schon bald gehemmt wurde. Im vordersten Teil des Eies konnten die einzelnen Entwicklungsschritte mit einiger Verzogerung normal erfolgen.

Die fruhe Entwicklungshemmung muß hier in erster Linie auf die allgemeine Operationswirkung zuruckgefuhrt werden. Auch das normale Auswachsen des Keimstreifs war verhindert.

3. Obj. C II 62: Kaut. 30. Teilstrich, 1,8 Amp., $^1/_2''$ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 4 Tage (DT. 19° C).

Äußerlich keine Differenzierungen erkennbar; Ei wurde weich.

Mikrosk. Befund: Es liegt ein sehr starker Defekt vor. Die primär geschädigte Zone des Hinterpols ist von der Dotterhaut abgelöst und von Plasma und Dotter umflossen worden. In dieser ausgeschalteten Region ist der Polkörper als ein langgestrecktes Gebilde (wie in Abb. 3) noch deutlich sichtbar; die regionalen Sonderungen im Keimhautblastem waren also auf dem Operationsstadium bestimmt erfolgt. Fast die ganze hintere Hälfte des Eies ist jedoch sekundär geschädigt, so daß nur vereinzelte Furchungskerne sowohl an der Oberfläche wie im Innern etwas Plasma um sich abgrenzen konnten. Abb. 33 zeigt einen Medianschnitt durch dieses Objekt. Die vordere Eihälfte differenzierte sich ganz normal entsprechend der präsumptiven Wertigkeit ihrer einzelnen Bezirke. Auch dorsal hat sich bereits ein Blastoderm gebildet. Doch liegt in der Keimstreifdifferenzierung gegenüber der Normalentwicklung eine bedeutende Verzögerung vor; für die frühe Sistierung der Entwicklung des Keimstreifs sind natürlich die gleichen Gründe maßgebend wie im vorher geschilderten Falle.

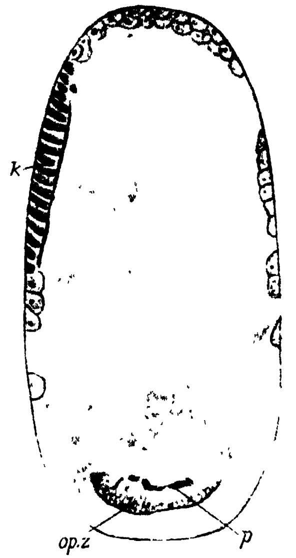


Abb. 33. Medianschnitt durch ein 4 Tage aufgezogenes Ei, das nach Eintritt der Plasmasonderung am Hinterpol kauterisiert wurde.

Dieser Befund wurde noch bei einer Anzahl Objekte gemacht; nach 5—6 Tagen zeigten sie in ihrer Differenzierung eine über das Blastodermstadium kaum hinausgehende Entwicklung.

Nach erfolgter Plasmasonderung entwickeln sich bei totaler Ausschaltung des Hinterpols alle übrigen Keimesbezirke wie im Normalfalle, d. h. jeder Bezirk entwickelt sich entsprechend seiner präsumptiven Wertigkeit, und zwar, soweit die Aufzuchtbedingungen es gestatteten, in völliger Selbstdifferenzierung. Die Determination der einzelnen Eibezirke in bezug auf ihr Entwicklungsschicksal muß auf dem Operationsstadium schon vor sich gegangen sein.

b) bei Defektsetzung im Bereich der Gürtelzone:

4. Obj. C III 132: Kaut. 21. Teilstrich, ventral, 1,7 Amp., 1″ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 3 Tage (DT. 22° C).

Schon nach 2 Tagen wurde das Ei weich; am 3. Tage Beginn der Schrumpfung.

Mikrosk. Befund: Der Defekt ist nicht scharf begrenzt, erstreckt sich peripher vom 17.–23. Teilstrich. Alle nicht direkt geschädigten Keimesbezirke differenzierten sich normal bis zum Blastodermstadium; in der operierten Zone keine Blastodermbildung; einige zum Teil schon degenerierte Furchungskerne liegen in der Nähe des Defektes. Auch hier völlige Selbstdifferenzierung der einzelnen Eiteile bis zum Blastodermstadium. Höhere Temperatur scheint dabei für die isolierte Aufzucht der Eier von größerem Nachteil zu sein als niedrige. Die Entwicklung geht dafür in ersterem Falle rascher vor sich.

5. Obj. C e III 95: Kaut. 24. Teilstrich, ventral, 1,6 Amp., 7″ Brenndauer, Nadel distal.

Aufzucht: 7 Tage (DT. 21° C).

Befund in toto, aufgehellt in Nelkenol: Der Defekt war sehr gering: das Ei hat sich fast normal entwickelt und entspricht etwa der Differenzierung in Abb. 6; Keimstreif normal nach hinten ausgewachsen; auffallend ist die sehr geringe Bildung von hinteren extraembryonalen Zellen.

Meist war bei Ausschaltung eines hinter der Keimstreifanlage befindlichen Bezirks nach erfolgter Plasmasonderung die Entwicklung der übrigen Keimesbezirke nicht gehemmt bis zu jenem Stadium, wo das Wachstum des Keimstreifs begann. Bei größeren Defekten trat dann eine Hemmung bzw. Sistierung der weiteren Entwicklung ein. Zum Schlusse mögen noch einige Fälle angeführt werden, die gewisse Besonderheiten aufweisen.

6. Obj. C e III 96: Kaut. 25. Teilstrich, dorsal, 1,6 Amp., 7″ Brenndauer.

Aufzucht: 7 Tage (DT. 21° C).

Befund in toto: Normale Differenzierung aller Eibezirke, Defekt liegt an der Dorsalseite, scharf begrenzt.

Mikrosk. Befund: Der Keim entspricht in seiner Differenzierung gleichfalls dem der Abb. 6. Infolge des Defektes an der Dorsalseite (Abb. 34) waren die normalen Verschiebungen der hinter der Keimstreifanlage sich differenzierenden Eiregionen verhindert. Der an seinem

Hinterende vom Blastoderm abgelöste und nach hinten ausgewachsene Keimstreif wurde daher von den an der Ventralseite sich stauenden Zellen des hinteren extraembryonalen Blastoderms nach innen gedrückt. Die Verlagerung der am Hinterpol liegenden Bacteriocytenzone konnte gleichfalls nicht erfolgen. Die Verschiebung dieser Blastodermzonen tritt also erst passiv infolge des Keimstreifwachstums ein.

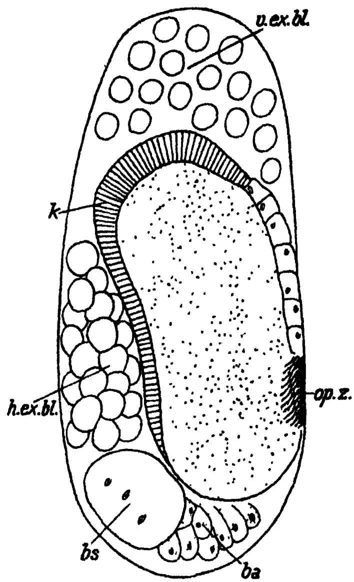


Abb. 34. Medianschnitt durch ein 7 Tage aufgezogenes Ei, das dorsal im hinteren Teil kauterisiert wurde. Schematisch.

In dem nach der Plasmasonderung offenbar determinierten Keim von *Camponotus* waren auch bei einer Defektsetzung in der Nähe des Hinterpols gewisse Regulationen noch möglich. Der in allen solchen Fällen nur sehr geringe Defekt wurde vom entwicklungsfähigen Material abgegrenzt; die normalen Verschiebungen der hinteren Blastodermregionen erfolgten unter der defekten Zone in normaler Weise. In solchen Fällen war natürlich niemals die ganze Zone des Hinterpols geschädigt, sondern nur ein kleiner Teil. Die mit den Symbionten beladenen Zellen scheinen sich nur in etwas geringerer Anzahl zu bilden. Einen solchen Fall bietet noch das nächste Objekt:

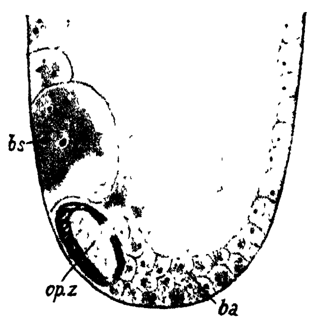


Abb. 35. Medianschnitt durch die hintere Hälfte eines 4 Tage alten Keimes, dem ventral am Hinterpol ein Defekt gesetzt wurde.

7. Obj. C II 58: Kaut. 30. Teilstrich, ventral, 1,8 Amp., $^1/_2''$ Brenndauer, Nadel basal.

Aufzucht: 4 Tage (DT. 19° C).

Äußerlich waren keine Differenzierungen zu erkennen. Das Ei wurde am 4. Tage etwas weich.

Mikrosk. Befund: Abb. 35 zeigt einen Medianschnitt durch den hinteren Teil dieses Objekts. Der Defekt ist von mittlerer Ausdehnung, aber scharf lokalisiert. Er liegt an der Ventralseite des Hinterpols und ist fast völlig von der Umgebung abgegrenzt.

Er umfaßt nur einen Teil der polaren Zone. Alle übrigen Eibezirke zeigen durchaus normale Differenzierung. Alle Eiregionen entwickelten sich gemäß ihrer präsumptiven Wertigkeit. Am Vorderpol haben sich die extraembryonalen Zellen aus dem Blastodermverband gelöst und abgerundet. Die Entwicklung des Keimstreifs und der dahinter gelegenen Zonen entspricht etwa dem in der Abb. 5 gezeichneten Keim.

4. Zusammenfassung.

Wird der Hinterpol oder ein hinter der präsumptiven Keimanlage gelegener Teil des ventralen Keimhautblastems vor Eintritt der regionalen Verschiedenheiten in der peripheren Plasmazone von der Entwicklung ausgeschaltet, so entsteht vor der Defektzone überhaupt kein Keimstreif oder dieser ist nach dem Vorderpol zu verlagert. Hinter dem Defekt, falls er nicht am Hinterpol direkt gesetzt wurde, kann es zu einer normalen Blastodermbildung kommen. Bei sehr schwacher Defektsetzung kann unter Ausschaltung eines schmalen peripheren Bezirks auch unter diesem ein Blastoderm gebildet werden. In allen Fällen ist die Tendenz zu einer Ganzbildung vorhanden, infolge der durch die Versuchsbedingungen gesetzten geringen Aufzuchtmöglichkeiten und auch der sekundären Schädigung in vielen Fällen jedoch unvollkommen.

Wird diese Operation nach Eintritt der Plasmasonderung vorgenommen, so wird fast immer und an normaler Stelle ein Keimstreif entwickelt. Das Unvermögen zur Keimstreifdifferenzierung ist dann immer auf einen zu großen Defekt zurückzuführen. Die dem geschädigten Bezirk entsprechende Blastodermzone kommt nicht zur Entwicklung. Nur bei kleinen und scharf lokalisierten Defekten ist eine gewisse Regulation möglich; die Hinterpolzone mit den Bacteriocyten ist dann in ihrem Umfang offenbar kleiner.

Die Befunde sprechen für das Vorhandensein eines »Centrums«, das am Hinterpol seinen Sitz hat und unmittelbar nach der Ablage des Eies einen Einfluß nach vorn auf die einzelnen Regionen ausübt. Mit der Entstehung der Plasmazonen scheint dieser Vorgang beendet zu sein.

II. Ausschaltversuche durch Abschnürung bestimmter Eiteile.

Im ganzen wurden 54 Schnürexperimente ausgeführt. Der größte Teil der geschnürten Keime ging schon nach wenigen Stunden zugrunde. Die Sterblichkeit betrug fast 80%. Von den restlichen Eiern zeigten einige totale Durchschnürung und bestätigten die durch die Kauterisierung gewonnenen Ergebnisse.

A. Schnürungen hinter der präsumptiven Keimstreifregion.

1. Vor der Plasmasonderung.

1. Obj. C a III 94: Abschnüren des hinteren Polbezirks, etwa im Teilstrich 22; Operationsalter bis 2 Stunden.

Aufzucht: 3 Tage (DT. 21° C).

Das Ei verlor am 2. Tage bereits an Glanz und Frische. Am 3. Tage Beginn der Schrumpfung. Entwicklungsvorgänge waren nicht zu erkennen; der abgeschnürte hintere Polbezirk reichte bis Teilstrich 23.

Mikrosk. Befund: Die Durchschnürung war eine totale. Die abgeschnürte Region zeigt an ihrem vorderen Ende starke Plasmaanhäufung; Furchungskerne sind nicht vorhanden. Der vordere Teil des Eies läßt nur am Vorderpol ein extraembryonales Blastoderm erkennen, im Bezirk des präsumptiven Keimstreifs kam es zu keiner Differenzierung. Die Furchungskerne teilten sich wohl, blieben dann jedoch in der Nähe der Oberfläche liegen. Nur extraembryonale Eifurchung im vordersten Teil des Eies!

Fast noch deutlicher war das Ergebnis im folgenden Fall.

2. Obj. C c III 177: Abschnüren des hinteren Eidrittels; Operationsalter 1—6 Stunden.

Aufzucht: 5 Tage (DT. 22° C).

Nach 3 Tagen machte der Keim einen noch lebensfähigen Eindruck; am 5. Tage wurde das Ei weich.

Befund in toto: Im vorderen Teil wurde das Chorion angestochen und mit Eosin vorgefärbt, es färbte sich nur der vor der Schnürung gelegene Teil, der hintere abgeschnürte Bezirk blieb gänzlich ungefärbt. Während der vor der Schnürstelle liegende Eiteil sich von den Hüllen abgelöst hatte, lag der hintere Teil den Eihäuten fest an.

Mikrosk. Befund: Die Schnittuntersuchung ergab fast völlige Trennung der beiden Teile. Ein kleiner Verbindungskanal schien jedoch zu bestehen. Im hinteren abgeschnürten Bezirk waren keine Furchungskerne nachweisbar; wohl aber konnte sich eine Plasmaverstärkung in der Gürtelzone ausbilden. In dem vorderen Teil war eine normale Kernvermehrung eingetreten, die Furchungskerne konnten jedoch nur am Vorderpol ein Blastoderm differenzieren. In der Keimstreifregion liegen wohl embryonale Zellen (ähnlich wie in den Abb. 25 und 27), aber ohne jeglichen Zusammenhang. Der Dotter ist wenig vacuolisiert, ziemlich plasmareich.

In allen übrigen Fällen, die bei einer Entwicklungszeit von 3—7 Tagen eine mehr oder weniger normale Differenzierung zeigten, war die

Durchschnürung keine totale. Bei der großen Sterblichkeit, sowohl unmittelbar nach der Operation wie auch in den ersten Tagen der isolierten Aufzucht, habe ich mich hier auf wenige Versuche beschränkt. Doch die positiven Fälle, die totale Durchschnürung zeigen, lassen sich sehr wohl mit den durch Kauterisation erhaltenen Resultaten in Einklang bringen.

In den erwähnten Fällen war zur Zeit der Operation die endgültige Determinierung der vor der Schnürstelle gelegenen Eibereiche noch nicht erfolgt und wurde durch die totale Abschnürung auch in der Folge verhindert. Der abgeschnürte hintere Teil zeigte außer den eingetretenen Plasmaveränderungen, die übrigens infolge der Deformierung des Eies nicht immer deutlich hervortreten, keine Differenzierungen, da Furchungskerne nicht in diesen Eiteil gelangten.

2. Nach der Plasmasonderung.

Wurde das Ei auf einem späteren Stadium total geschnürt, so konnten sich sowohl der vordere wie der hintere Teil differenzieren.

Obj. C b III 106: Durchschnüren in der Mitte des Eies, Operationsalter bis 36 Stunden.

Aufzucht: 4 Tage (DT. 20° C).

Nach 2 Tagen war das Ei noch frisch und glänzend; am 4. Tage Beginn der Schrumpfung.

Mikrosk. Befund: Die Durchschnürung war total. Ein kleiner Plasmakanal kann indeß bestanden haben. Jeder Teil entwickelte sich wie im Normalfalle. In der hinteren Hälfte ganz normales Blastoderm, in der vorderen ist auch ein Keimstreif zur Differenzierung gekommen. Das etwas anormale Verhalten ist bestimmt auf die Operation zurückzuführen.

Hier war also bei Durchschnürung der ganze Keim in bezug auf das Schicksal seiner einzelnen Regionen determiniert, und jeder Teil konnte auch nach Trennung die ihm entsprechenden Differenzierungen bis zu einem gewissen Grade ausführen.

B. Schnürungen durch die präsumptive Keimanlage.

Hier ist mir bei den wenigen Versuchen eine totale Durchschnürung mit darauffolgender Entwicklung von einigen Tagen nicht gelungen. Alle Keime mit totaler Durchschnürung gingen kurz nach der Operation ein. Die sich entwickelnden Keime waren nicht total geschnürt und zeigten dementsprechend auch eine mehr oder minder normale Blastodermbildung.

Bei Abschnürung eines kleinen Eibezirkes am Vorderpol vor der Blastodermbildung kommt fast immer eine Ganzbildung zustande.

Zusammenfassung: Auch die wenigen positiven Fälle, in denen ein bestimmter Teil vom übrigen Keim durch Abschnürung getrennt wurde, stützen die durch Kauterisierung gewonnenen Resultate. Anspruch auf eine erschöpfende Analyse machen sie natürlich nicht.

Die Ergebnisse.

Die Experimente erbrachten ziemlich eindeutige Resultate. Sie bestätigten die auf Grund deskriptiver Befunde gewonnenen und von SCHLEIP (1929) genauer formulierten Anschauungen, daß das *Camponotus*-Ei bis zu einem gewissen Grade erst ein Regulationsei, nachher ein Mosaikei ist.

Werden unmittelbar nach der Ablage bis zur Sonderung der Plasmaregionen bestimmte Teile des Keimhautblastems im Bereiche der späteren Keimstreifanlage von der Entwicklung ausgeschaltet, so entsteht trotzdem ein normaler Keimstreif, indem das unter dem Defekt gelegene Eimaterial zur Keimstreifbildung verwendet wird.

Werden vor oder hinter der präsumptiven Keimesanlage zu dieser Zeit bestimmte Bezirke ausgeschaltet, so entsteht der Keimstreif entsprechend nach hinten oder vorn verlagert. Es entsteht also je nach dem Grade der Defektsetzung immer eine mehr oder weniger normale Differenzierung, welche die typische Entwicklung eines Ganzkeimes erkennen läßt.

Sind die Plasmasonderungen im Keimhautblastem erfolgt, so hat ein nun gesetzter Defekt fast immer eine Partialbildung zur Folge; je nach der Lokalisation und dem Grade des Defektes fällt ein Teil des Keimstreifs bzw. ein anderer Eibezirk von der Entwicklung aus. Regulationen können nur unvollkommen eintreten. Der Keimstreif ist in seiner Differenzierung an einen bestimmten Teil der Eioberfläche gebunden.

Vor Ausbildung der Plasmaregionen sind also die einzelnen Teile des Keimhautblastems in bezug auf ihr Entwicklungsschicksal noch nicht endgültig determiniert. Insbesondere gilt dies für den Ort der Keimstreifanlage. Diese Determinierung ist erst vollzogen, wenn das ursprünglich gleichmäßig dicke Keimhautblastem regional verschiedene Zonen aufweist, insbesondere die Region des präsumptiven Keimstreifs unterschieden werden kann. Dabei kann aus dem Ausfall der Experimente geschlossen werden, daß diese Sonderungen wohl erst die unmittelbare Folge des Determinationsgeschehens sind.

Damit ist auch für einen Vertreter des determinativen Entwicklungstypus bei den Insekten der Zeitpunkt dieser

Determinierung festgestellt. Von besonderem Interesse ist, daß zu diesem Zeitpunkt erst wenige Furchungskerne im Innern vorhanden sind, die Kernvermehrung also ganz am Anfang steht. Der *Camponotus*-Keim unterscheidet sich daher auf diesem Stadium kaum von dem so streng determinativen Muscidenkeim. Für die Eier der Musciden (REITH 1925 und PAULI 1927) wie auch der Chrysomeliden (HEGNER 1911) wurde der experimentelle Nachweis völliger Determinierung aller Differenzierungen des Embryos im Plasma des ungefurchten Eies für einen Zeitpunkt erbracht, wo immer schon ein paar Furchungskerne im Eiinnern vorhanden waren. Ausschaltversuche auf jüngeren Entwicklungsstadien gelangen infolge des rapiden Entwicklungsablaufs im Fliegenei nicht. Der Nachweis für den Eintritt des Mosaikcharakters bei *Camponotus* geschah also auf dem gleichen Entwicklungsstadium wie bei den bisher untersuchten Dipteren und Coleopteren. Ob bei *Camponotus* zu dem ermittelten Zeitpunkt auch die Determination aller Teile der Keimanlage zur völlig selbständigen Differenzierung erfolgt ist, können die bisherigen Versuche allerdings nichts aussagen.

Daß im *Camponotus*-Ei trotz Ausfalls größerer Materialteile eine Ganzbildung möglich ist, wird auch durch deskriptive Befunde gestützt. STRINDBERG (1918) beschreibt *Camponotus*-Keime junger Königinnen, die auffallend kleine Embryonen, sogenannte »Zwergembryonen« zur Entwicklung brachten. In solchen Eiern war der Embryo fast in die hintere Hälfte des Eies verschoben, wo er sich normal differenzierte, auch auf späterem Stadium, wo normalerweise der Embryo fast die ganze Eilänge einnimmt, auf diesen Teil des Eies beschränkt blieb und dementsprechend eine sehr verkleinerte Ganzbildung hervorrief. Der vordere Teil des Eies war von dem sogenannten Coagulat eingenommen, womit STRINDBERG die von sehr viel Dotter und Vacuolen durchsetzte schaumig gewordene Masse des vorderen extraembryonalen Blastoderms meint. Aus diesen Eiern schlüpfen jene kleinen ersten Arbeiter des jungen *Camponotus*-Nestes. STRINDBERG erblickt darin eine Maßnahme, die zu einer rascheren Entwicklung der ersten Eier der jungen Königin führt, um dieser möglichst rasch Hilfe zuzuführen. Wie dem auch sei, uns interessiert besonders die Tatsache, daß auch aus weniger Eimaterial ein ganzer Embryo hervorgehen kann.

Auch bei den in ihrer Größe oft schwankenden Eiern meiner isoliert gehaltenen Weibchen war in einigen Fällen festzustellen, daß auch unter normalen Bedingungen kleine Mengen des Eiinhalts, sowohl am Vorderpol wie auch an der übrigen Oberfläche nicht verwandt wurden. Experimentelle Ausschaltung selbst relativ großer Bezirke am vorderen

Teil des Eies auf den frühesten Entwicklungsstadien ergab in vielen Fällen eine Ganzbildung.

Wenn in meinen Versuchen die Differenzierungen im allgemeinen schon vor der Entwicklung der Organe zum Stillstand kamen, so dürfte die Ursache dafür zum Teil in den Aufzuchtbedingungen, zum anderen Teil in der Wirkung des operativen Eingriffes zu suchen sein.

Die operierten Keime wurden, wie schon erwähnt, isoliert vom ♀ und ohne Arbeiter künstlich aufgezogen. Nach 7—10tägiger Aufzucht zeigten fast alle Eier, auch die nicht operierten, gleichfalls isoliert gehaltenen Kontrolleier, gewisse Schrumpfungserscheinungen. Es kam niemals zum Schlüpfen einer Larve. Die Entwicklung der operierten Eier gegenüber den nicht operierten war nur auf den späteren Stadien merklich verzögert. Die bisherigen Versuche können daher keinen Aufschluß über die vollständige Differenzierungsfähigkeit der einzelnen Eiteile, insbesondere des Keimstreifs, ergeben. Zur Untersuchung dieser Frage wird es nötig sein, die mit größter Vorsicht operierten Keime Arbeitern des gleichen Nestes zur Pflege zu übergeben. Die Defektsetzung durch Brennung oder Schnürung ist dabei nach Möglichkeit durch eine andere Methode zu ersetzen. Entsprechende Versuche sind in Aussicht genommen.

Für alle bisher untersuchten Vertreter der Dipteren, Coleopteren und Hymenopteren, die dem determinativen Entwicklungstypus angehören, ist also festzustellen, daß ihre Keimesanlage zu Beginn der Kernvermehrung bzw. auf sehr frühem Stadium derselben determiniert ist. Die prospective Bedeutung aller ihrer Eiteile ist festgelegt. Für *Camponotus* ist auch der genaue Zeitpunkt des Eintritts dieser Determination bekannt.

Hinsichtlich dieses Zeitpunktes unterscheidet sich bisher nur die Libelle *Platycnemis pennipes*, die nach den theoretischen Erwägungen Seidels und auf Grund seiner experimentellen Analyse einen Vertreter des nichtdeterminativen Typus darstellt. Hier ist der Ort der Keimanlage offenbar auch auf einem früheren bis späteren Stadium der Kernvermehrung determiniert — der genaue Zeitpunkt steht hier noch nicht fest —, die Fähigkeit zur unabhängigen Differenzierung aller seiner Teile erhält der Libellenkeim jedoch erst auf spätem Blastodermstadium.

Nach Feststellung des Zeitpunktes der Determinierung der Eibezirke wäre als nächste Frage zu beantworten, wie diese Determination zustandekommt. Für *Platycnemis* wurde festgestellt, daß die erste Sonderung der präsumptiven Keimstreifregion, die in einer Zusammenscharung der Blastodermkerne zu zwei bilateralen Längsstreifen auf der

flachen Eiseite der hinteren Hälfte besteht, nicht in abhängiger Weise geschieht. Erst die Differenzierung dieser Keimstreifanlage ist abhängig von einer bestimmten Region in der Nähe des Hinterpols. Diese von SEIDEL als »Bildungscentrum« bezeichnete Zone grenzt vorn an das Hinterende der präsumptiven Keimanlage; für seine hintere Grenze konnten keine sicheren Anhaltspunkte gewonnen werden. Dieses Centrum übt einen nach vorn fortschreitenden Einfluß aus, indem es immer weiter nach vorn liegende Teile der anscheinend schon determinierten Region der Keimanlage zur Selbstdifferenzierung befähigt.

Bei *Camponotus* findet die Sonderung der Keimesanlage schon vor Beginn der Kernvermehrung statt durch Veränderungen im Keimhautblastem. Normalerweise entsteht die Keimstreifanlage an der Ventralseite des Eies zwischen dem 4. und 14. Teilstrich (Abb. 3). Das später an dieser Stelle entstehende Blastoderm ist von Anfang an als Keimstreifregion von den übrigen Blastodermbezirken zu unterscheiden (Abb. 4). Ausschaltversuche am Hinterpol und den hinter der präsumptiven Keimstreifanlage gelegenen Eibezirken vor Sonderung der Plasmaregionen ergaben nun Verlagerung des späteren Keimstreifs nach vorn; desgleichen hatten Defekte am Vorderpol zu dieser Zeit eine entsprechende Verschiebung nach hinten zur Folge. Diese Verlagerung war bei geringem Defekt oft kaum zu erkennen, bei intensiver Operation doch sehr deutlich. Die frühzeitige Sonderung der Keimstreifanlage muß also bereits in abhängiger Weise entstehen. Nach ihrer Ausbildung ist der Ort des Keimstreifs determiniert.

Diese Determination ist bei *Camponotus* abhängig vom hinteren Eipol. Wird nämlich dieser Polbezirk unmittelbar nach der Ablage ausgeschaltet, so kommt es zu keiner Keimstreifbildung, wie überhaupt zu keiner normalen Blastodermbildung (Abb. 25). Die Kernvermehrung ist allerdings nicht gestört, die Furchung verläuft im Sinne einer extraembryonalen. Ein Teil der Furchungskerne umgibt sich jedoch mit Plasma, so daß diese Zellen als »embryonale« von den übrigen zu unterscheiden sind. Diese Differenzierung kommt wohl bestimmt nicht dadurch zustande, daß von vornherein zwei verschiedene Kernqualitäten entstehen, sondern sicher wohl dadurch, daß die zur Ventralseite wandernden Kerne nach Verhinderung einer normalen Blastodermbildung sich weiter teilen und dabei das in diesem Teil des Eies besonders reich vorhandene Plasma um sich abgrenzen. Sie unterscheiden sich dadurch histologisch von den übrigen typisch extraembryonalen Zellen, die durch reichliche Dotteraufnahme teilweise großen Umfang angenommen haben und von Anfang an degenerativen Charakter zeigen.

Eine allgemeine Disposition der Ventralseite für die Keimstreifdifferenzierung ist bestimmt vorhanden; auch die Hauptrichtungen des präsumptiven Embryos dürften ähnlich wie bei den Musciden schon in der Ovocyte festgelegt sein.

Wird nun der hintere Polbezirk auf einem etwas späteren, strukturell kaum unterscheidbaren Stadium ausgeschaltet, so tritt eine normale Differenzierung ein; die Embryobildung ist nur nach vorn verschoben (Abb. 26). Der Polbezirk muß also seine Fähigkeiten bereits an einen etwas weiter vorn gelegenen Bezirk abgegeben haben, der infolgedessen auch bei Ausschaltung des hintersten Bezirks die Determinierung des übrigen Keimes vollziehen kann, wobei immer die Tendenz zur Ganzbildung in den nicht geschädigten Eiregionen deutlich in Erscheinung tritt. Die Rolle des Hinterpolbezirks (etwa $^1/_{10}$ der Eilänge) kann also nach dessen Ausschaltung innerhalb eines bestimmten Zeitraumes vom anstoßenden Bezirk übernommen werden.

Defekte an verschiedenen Teilen der hinteren Eihälfte innerhalb der ersten 2--3 Stunden nach der Ablage bestätigten diese Annahme. Der Hinterpolbezirk stellt bei der Eiablage ein »Centrum« dar, dessen Einfluß nach vorn fortschreitend die einzelnen Regionen des Keimhautblastems, insbesondere die Region der Keimstreifanlage, zu ihrem künftigen Schicksal determiniert und danach als »Determinationscentrum« zu bezeichnen ist. Ob es diese Teile des Eies auch zur völligen selbständigen Differenzierung befähigt, wie das von Seidel erschlossene Bildungscentrum, geht aus den bisherigen Versuchen nicht hervor. Es ist also nicht ohne weiteres mit dem Bildungscentrum identisch.

Es ist allerdings nicht sehr wahrscheinlich, daß prinzipielle Verschiedenheiten hier bestehen. Die Unterschiede dürften außer im Zeitpunkt dieser Vorgänge vor allem in den verschiedenartigen Entwicklungstypen zu suchen sein. Bei *Platycnemis* entsteht der Keimstreif an einer ganz anderen Stelle wie bei *Camponotus* und macht zudem noch sehr komplizierte Veränderungen durch. Auf die Tatsache, daß beide Centren am Hinterpol des Eies bzw. in dessen nächster Nähe ihren Sitz haben, soll besonders hingewiesen werden.

Infolge der geringen Entwicklungsfähigkeit wurden bei *Camponotus* im Gegensatz zu *Platycnemis* recht wenige typische Ganzbildungen gefunden. Meist waren die Defekte noch nicht völlig abgekapselt, wenn der Keim in seiner Differenzierung stehenblieb. Andererseits war bei großen und allgemeineren Schädigungen die Regulationsfähigkeit stark gehemmt, wie es ja auch im Libellenkeim vorkam.

Ein weiterer Unterschied gegenüber *Platycnemis* ist das völlige Fehlen von Doppel- und Mehrfachbildungen in meinen Versuchen. SEIDEL erhielt diese Bildungen durch Brennung an den Polen. Dabei entstanden Risse im Eimaterial, was eine Teilung der präsumptiven Keimanlage zur Folge hatte. Die Teile wurden nun getrennt vom Bildungscentrum beeinflußt. Obwohl ich eine sehr große Anzahl polarer Brennungen ausgeführt habe, hatte ich niemals Befunde, die auf eine Teilung der Keimstreifanlage hindeuteten. Solche Spaltbildungen als Folge polarer Brennungen traten bei *Camponotus* offenbar nicht auf; auch auf Schnittserien waren solche Risse nicht zu entdecken. Daß jedoch aus einem Ei mehrere Embryonen hervorgehen können, ist bei Hymenopteren keine unbekannte Erscheinung. Bei der Chalcidide *Listomastix* können aus einem Ei zahlreiche Individuen hervorgehen.

Bei *Camponotus* setzt die celluläre Differenzierung direkt am Vorderpol ein, also gerade entgegengesetzt vom Determinationscentrum. Auch in der weiteren Entwicklung verläuft die Differenzierung immer von vorn nach hinten. Ob diese rein deskriptiv als Differenzierungscentrum zu betrachtende Stelle des Keimes für die normale Differenzierung des Embryos auch eine kausale Bedeutung hat, ist nicht ausgeschlossen. Ich habe in zwei Fällen, wo in der Nähe des Vorderpols ein Defekt gesetzt worden war, als die Furchungskerne sich an dieser Stelle schon seitlich abgegrenzt hatten, jedoch noch ehe das Keimstreifblastoderm gebildet war, einen sofortigen Stillstand der weiteren Differenzierung erhalten. Die Kernvermehrung war jedoch nicht behindert. In einigen anderen Fällen verlief die Entwicklung hinter dem Defekt ganz abnorm. Ob diesem Ergebnis eine Bedeutung beizumessen ist, müssen jedoch erst weitere Versuche in dieser Richtung ergeben.

Es muß hier noch die von SEIDEL gemachte Feststellung erwähnt werden, wonach bei *Phyrrocoris apteris*, einer in ihrem Entwicklungstypus der Libelle ähnlichen Form, die Stelle des Differenzierungsbeginns bis in die späten Stadien der Organentwicklung ein Centrum für die Differenzierung darstellt[1].

Bei den Musciden ist ein solches Differenzierungscentrum nicht vorhanden; hier erreichen alle Furchungskerne zur ungefähr gleichen Zeit die Eioberfläche.

---

[1] Anmerkung bei der Korrektur: Einem Referat von SEIDEL auf dem Zoologenkongreß in Utrecht ist zu entnehmen, daß auch am Libellenei neben dem sog. »Bildungscentrum« auch dem »Differenzierungscentrum« eine kausale Bedeutung zukommt.

Die Lokalisation der Determinationsfaktoren.

Es erhebt sich nun die wichtige Frage, an welche Teile des hinteren Polbezirks die determinierenden Faktoren gebunden sind. Dieser Bezirk umfaßt zwei markante morphologische Einschlüsse: die von HECHT (1924) genauer untersuchten Symbionten und den rätselhaften sogenannten Polkörper, der immer schon wenige Stunden nach der Eiablage verschwunden ist. Das Keimhautblastem ist am Hinterpol dagegen nur sehr spärlich entwickelt. Da die Symbionten als Keimesinfektion für die Determinierung der Keimanlage natürlich nicht in Frage kommen, ist es notwendig, sofern wir überhaupt eine plasmatische Struktur als Sitz dieser Faktoren suchen wollen, unser Interesse in erster Linie auf diesen Polkörper zu konzentrieren.

Der Polkörper.

Die Entstehung dieses polaren Körpers ist von BUCHNER (1918) beschrieben. BUCHNER wie auch verschiedene andere Autoren halten ihn für einen Keimbahnkörper, wie er bei allen bisher untersuchten Dipteren (*Chironomus, Miastor*) und bei vielen Coleopteren und Hymenopteren vorkommt. Bei *Chironomus* und *Miastor* und vielen Hymenopteren ist er wie bei *Camponotus* ein kompakter Körper, bei den Musciden und den Coleopteren bildet er eine Platte aus feiner Granula. Man bezeichnet ihn allgemein als ein Polplasma.

Bei allen bisher experimentell untersuchten Insekten mit sehr früher Determination der Urkeimzellen sind solche polare Plasmastoffe vorhanden; bei *Leptinotarsa* ist auch die Bedeutung dieses Polplasmas als Keimbahn determinierend bzw. als präsumptive Anlage der Urgeschlechtszellen experimentell bestätigt worden. Bei *Platycnemis* und nach SEIDEL wohl auch bei den meisten Insekten, die eine verhältnismäßig späte Determinierung aufweisen, sind solche Polplasmen nicht bekannt. Auch die Urgeschlechtszellen sind bei diesen erst auf späteren Stadien zu erkennen.

Den Polkörper von *Camponotus* als ein solches Polplasma aufzufassen, liegt sehr nahe. Eine frühzeitige Sonderung der Urgeschlechtszellen ähnlich wie bei den Dipteren und Coleopteren würde auch bei dem sehr früh determinierten *Camponotus*-Keim voll erklärlich sein. Jene kleinen plasmareichen Zellen am Grunde und zwischen den bacterienführenden Zellen des Hinterpols würde ich ohne Kenntnis der Untersuchungen HECHTS wie BUCHNER für Urgeschlechtszellen halten, da sie genau jenen bei *Musca* am Hinterpol auftretenden Urkeimzellen gleichen. Nach den Befunden HECHTS sollen sie jedoch eine andere Bedeutung haben. Urkeimzellen, die Substanzen des Polkörpers in sich

aufgenommen haben, sind bei *Camponotus* bisher nicht bekannt. Diese Tatsache würde jedoch nicht ausschließen, daß wir in diesem Körper Keimbahn determinierende Faktoren zu suchen haben. Da bei der Blastodermbildung am Hinterpol jenes Gebilde verschwunden ist und also nicht direkt von bestimmten Zellen aufgenommen wird, wie etwa das Polscheibengranula bei den Musciden, kann man an eine Determination im weiteren Sinne denken. Wenn Buchner schreibt, daß die Determination der Keimbahn nur ein Spezialfall aus dem großen Gebiet der Keimesbezirke des Eies ist, so will er damit vielleicht andeuten, daß die Keimbahndetermination letzten Endes auf die gleiche Weise geschieht wie die der übrigen Keimesbezirke. Und es wäre nicht undenkbar, daß der Polkörper des *Camponotus*-Eies der Sitz solcher allgemein determinierender Faktoren ist. Er würde dann allerdings kein Polplasma in dem Sinne sein, daß seine Substanzen in gewisse Bezirke des Blastoderms gelangen und diese zu Urkeimzellen oder auch zu anderen Keimbezirken determinieren; denn nach den experimentellen Befunden sind ja schon vor Verschwinden des Polkörpers alle Teile des Eies determiniert. Die Auflösung des polaren Körpers beginnt, sobald der determinierende Einfluß des Centrums die zunächst gelegene Region erreicht hat. Nach völliger Ausbildung der Plasmadifferenzierungen ist er immer noch als ein langgestrecktes Gebilde am Hinterpol zu erkennen (Abb. 3). Dann zerfällt er, wie weiter oben (S. 674) schon ausführlich beschrieben wurde, in kleine Stäbchen, die schon nicht mehr nachweisbar sind, wenn in der vorderen Eihälfte das Blastoderm gebildet wird.

Die Bedeutung der Polplasmen ist nach Dürken ja nicht so aufzufassen, daß sie als organbildende Substanzen bestimmte Gewebe und Organe einfach präformieren, sondern sie beeinflussen die Entwicklungsrichtung von Zellen, in die sie hineingeraten, in bestimmter Weise. Sie determinieren diese Zellen. In vorliegendem Fall würde zur Erklärung auch diese Definition nicht ausreichen, denn es spricht nichts dafür, daß Substanzen dieses Körpers in irgendwelche Zellen hineingelangen. Es wäre also notwendig, seine Wirkung schon als die eines Organisators aufzufassen. Nach Schleip wäre es dabei trotzdem denkbar, daß ein Plasmastoff neben seiner organisatorischen Bedeutung auch in bezug auf den Keimesteil, in dem er enthalten ist, einen organbildenden Stoff darstellt. Der Polkörper gewinnt durch diese Erörterungen an Bedeutung. Selbstverständlich ist die Möglichkeit, daß dieses Determinierungscentrum an eine andere nicht besonders hervortretende plasmatische Struktur am Hinterpol gebunden ist, wie es wohl bei *Platycnemis* der Fall sein könnte, nicht außer acht zu lassen.

Ein Vergleich des hier erschlossenen Centrums mit dem SPEMANNschen Organisationscentrum wäre natürlich etwas verfrüht, da die Analyse der Entwicklung ja erst am Anfang steht und der grundlegende Unterschied zwischen dem Entwicklungstypus der Insekten und dem der Wirbeltiere den Determinationsfaktoren doch eine verschiedene Bedeutung beilegt. Auch ist die Wirkung dieses Centrums bisher nur aus negativen Befunden erschlossen worden, die zudem einer weiteren experimentellen Prüfung bedürfen. Von Nachteil ist bei *Camponotus*, daß der genaue Entwicklungsgrad auf dem Operationsstadium nicht so einwandfrei wie bei dem durchsichtigen Libellenkeim festgestellt werden kann. Das Kontrollalter bietet nur eine annähernde Bestimmung, da gewisse Schwankungen in der Entwicklungsgeschwindigkeit nicht zu umgehen sind, und die Zeit, die seit der Ablage verflossen ist, in vielen Fällen nur auf Stunden genau angegeben werden kann. Doch ließen sich bei der Untersuchung aus der Beschaffenheit der Operationszone diese Mängel häufig ausgleichen.

Erst wenn es möglich sein wird, dem »Centrum« ein indifferentes Material vorzulegen, um auf diese Weise seine organisatorischen Fähigkeiten zu prüfen, wird eine Diskussion darüber fruchtbar sein. Wenn die Determinationsfaktoren überhaupt an materielle Teile gebunden sind, ist vielleicht durch Umordnung des Keimesinhalts auf jüngsten Stadien ein Ergebnis in dieser Richtung zu erwarten. Solche Zentrifugierversuche sind bereits im Gange.

Die Symbionten.

Über die entwicklungsphysiologische Rolle der Symbionten konnten die bisherigen Versuche keinen Aufschluß geben.

Die Symbiose bei *Camponotus ligniperda* ist von HECHT untersucht worden, der das Schicksal dieser zunächst am Hinterpol gelegenen Bacteriocyten, ihre Umlagerung von den polaren Blastodermzellen in Zwischenwirtszellen und schließlich ihre definitive Aufnahme in die Mitteldarmwand ausführlich beschrieben hat. Über die entwicklungsphysiologische Rolle dieser Symbionten würde sich nur dann ein Urteil gewinnen lassen, wenn es gelänge, Embryonen ohne Symbionten aufzuziehen. Ich habe in zahlreichen Versuchen bei totaler Ausschaltung des Hinterpols eine normale Differenzierung der übrigen Keimesteile erhalten. Spätere Stadien mit fortgeschrittener Organdifferenzierung wurden auch in jenen Fällen nicht erzielt, wo die Symbionten unbeschädigt im Ei erhalten blieben. Und gerade hier erst müßte sich ihre Bedeutung für das Entwicklungsgeschehen zeigen. Nach neueren Unter-

suchungen von LILIENSTERN[1] bei *Formica fusca* legen Arbeiterinnen neben normal infizierten Eiern auch nicht infizierte, aus denen sich Männchen entwickeln. In den meisten Fällen ging die Entwicklung solcher Eier allerdings nicht bis zum Ende.

Die Möglichkeit, daß die Symbionten für die normale Organdifferenzierung und für die postembryonale Entwicklung von Bedeutung sind, läßt sich hierdurch nicht ausschließen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Entstehung der Keimanlage im Ei von *Camponotus ligniperda* ist abhängig von der Wirkung eines »Centrums«, das am hinteren Eipol seinen Sitz hat. Dieser Polbezirk kann als Determinationscentrum bezeichnet werden, da er die einzelnen Teile des Keimhautblastems, von hinten nach vorn fortschreitend, zu ihrem Entwicklungsschicksal determiniert. Jede von diesem Centrum beeinflußte Region der hinteren Eihälfte erhält damit zugleich dieselben Fähigkeiten, die ursprünglich nur dem Centrum eigen waren, kann also in bestimmten Fällen selbst die Rolle des »Centrums« übernehmen.

2. Der Sonderung der regional verschiedenen Plasmabezirke im Keimhautblastem des ungefurchten Eies kommt eine große entwicklungsphysiologische Bedeutung zu. Vor Ausbildung dieser Zonen ist der Keim in gewissem Sinne ein Regulationsei, nach der Sonderung jedoch ein Mosaikei, wenn auch nicht in so ausgesprochenem Maße wie das Dipterenei. Diese Sonderung ist mit großer Wahrscheinlichkeit erst die unmittelbare Folge des determinierenden Einflusses.

3. Zu Beginn der Kernvermehrung sind der Keimstreif und alle übrigen Eiteile im peripheren Plasma des Eies determiniert.

4. Über die Differenzierungsfähigkeit der einzelnen Teile der Embryoanlage konnten die Versuche infolge der durch sie bedingten geringen Aufzuchtmöglichkeit nichts aussagen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß für die selbständige Differenzierung der einzelnen embryonalen Bezirke ein sogenanntes Differenzierungscentrum am Vorderpol des Eies von Bedeutung ist.

5. Als Sitz der Determinationsfaktoren kommt vielleicht der am Hinterpol des Eies gelegene Polkörper, ein sogenanntes Polplasma, in Frage, für dessen Bedeutung in kausaler Hinsicht sein Verhalten während der Plasmasonderung spricht. In diesem Falle müßte allerdings dem »Polplasma« eine organisatorische Bedeutung beigelegt werden.

[1] LILIENSTERN (noch unveröffentlicht).

6. Den am Hinterpol befindlichen Symbionten kommt für die frühen Stadien der Primitiventwicklung wohl bestimmt keine entwicklungsphysiologische Bedeutung zu.

Erläuterung der Abkürzungen auf den Abbildungen.

ba, Bacteriocyten;
bs, Blastodermsyncytien;
dh, Dotterhaut;
dk, Dotterkerne;
ds, Dorsalsyncytium;
ect, Ectoderm;
ent, Entoderm;
ex.bl., extraembryonales Blastoderm;
ez, embryonale Zellen;
exz, extraembryonale Zellen;
fk, Furchungskerne;
k, Keimstreif;
ka, Keimesanlage;
kb, Keimhautblastem;
mes, Mesoderm;
op.z., operierte Zone;
p, Polkörper;
pl, Cytoplasma mit degenerierten Furchungskernen;
pr, Primitivwülste;
sz, Serosazellen;
s, Symbionten;
V.P., Vorderpol;
H.P., Hinterpol.

Bei allen Längsabbildungen ist der Vorderpol oben, der Hinterpol unten.

Schriftenverzeichnis.

1. Buchner, P., 1918: Vergleichende Eistudien. I. Die accessorischen Kerne des Hymenoptereneies. Arch. Mikroskop. Anat. 91.
2. Durken, B., 1928: Lehrbuch der Experimentalzoologie. 2. Aufl. Bornträger, Berlin.
3. Eidmann, H., 1926: Die Koloniegrundung der einheimischen Ameisen. Zeitschr. vergl. Physiol. Bd. 3.
4. — 1928: Zur Kenntnis der Biologie der Roßameise (Camponotus hercul.). Zeitschr. angewandt. Entomol. Bd. 14.
5. Hecht, O., 1924: Embryonalentwicklung und Symbiose bei Camponotus ligniperda. Zeitschr. f. wiss. Zool. 122.
6. Hegner, R. W., 1908: Effect of removing the germ cell determinants from the eggs of some Chrysomelid beetles. Biol. Bull. 16.
7. — 1911: Experiments with Chrysomelid beetles. III. The effects of killing parts of the eggs of Leptinotarsa decemlineata. Biol. Bull. 20.
8. Hörstadius, S., 1928: Über die Determination des Keimes bei Echinodermen. Acta zool. 9.
9. Pauli, M. E., 1927: Die Entwicklung geschnürter und zentrifugierter Eier von Calliphora vormitoria und Musca dom. Zeitschr. f. wiss. Zool. 129.
10. Penners, A., 1925: Experimentelle Untersuchungen zum Determinationsproblem am Keim von Tubifex rivulorum. II. Die Entwicklung teilweise abgetöteter Keime. Zeitschr. f. wiss. Zool. 127.
11. Reith, F., 1925: Die Entwicklung des Musca-Eies nach Ausschaltung verschiedener Eibereiche. Zeitschr. f. wiss. Zool. 126.

12. — 1931: Zur experimentellen Analyse der Primitiventwicklung bei Insekten. Die Naturwiss. 19, 19.
13. Schleip, W., 1929: Die Determination der Primitiventwicklung. Leipzig.
14. Seidel, F., 1924: Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von Phyrrocoris apteris. Z. Morph. Ökol. 1.
15. — 1926: Die Determinierung der Keimanlage bei Insekten. I. Biol. Centralbl. 46.
16. — 1928: Die Determinierung der Keimanlage bei Insekten. II. Biol. Centralbl. 48.
17. — 1929: Die Determinierung der Keimanlage bei Insekten. III. Biol. Centralbl. 49.
18. — 1929: Untersuchungen uber das Bildungsprinzip der Keimanlage im Ei der Libelle Platycnemis pennipes. I—V. Arch. Entw.-Mech. 119.
19. Spemann, H., 1918: Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryos. I—VI. Arch. Entw.-Mech. 43.
20. Strindberg, H., 1913: Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 106.
21. — 1914: Zur Kenntnis der Hymenopterenentwicklung. Zeitschr. f. wiss. Zool. 112.
22. — 1918: Neue Studien zur Ameisenembryologie. Zool. Anz. 49.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

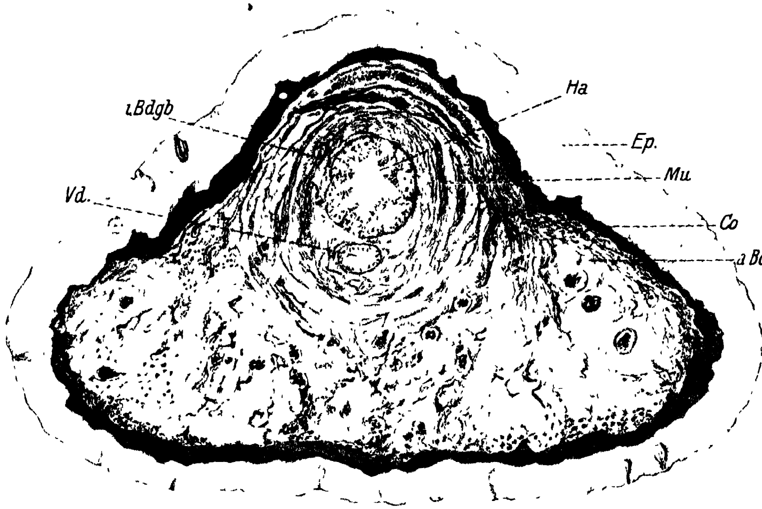


Abb. 1

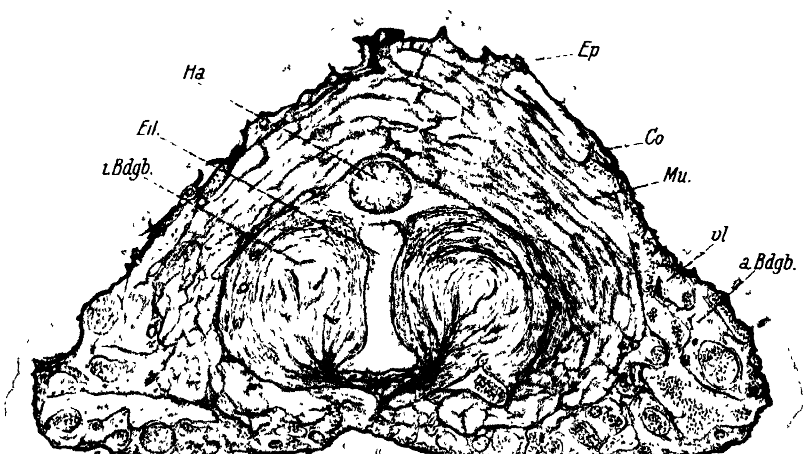


Abb. 2

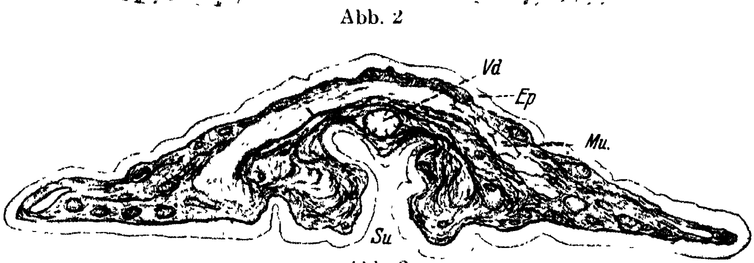


Abb. 3.

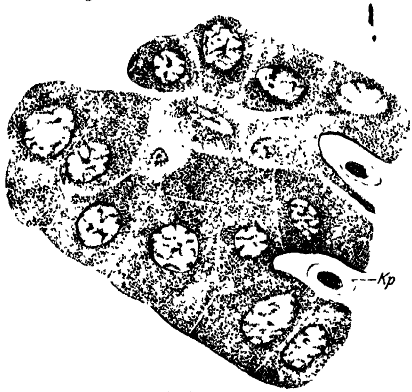


Abb. 4

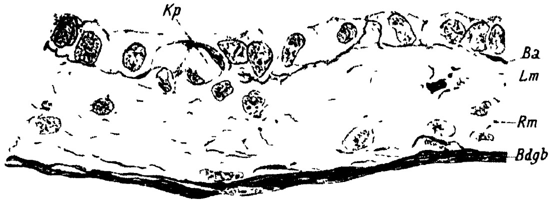


Abb 5

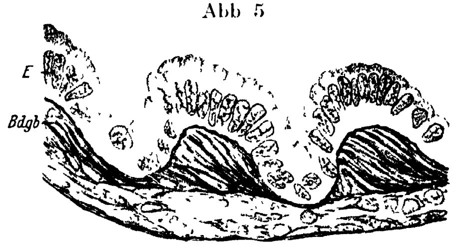


Abb. 6

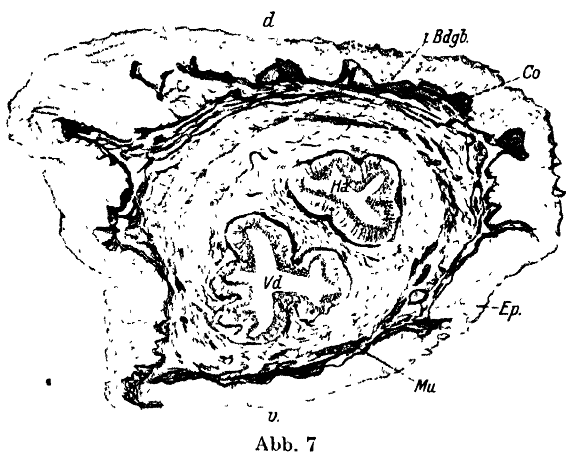


Abb. 7

Eggert

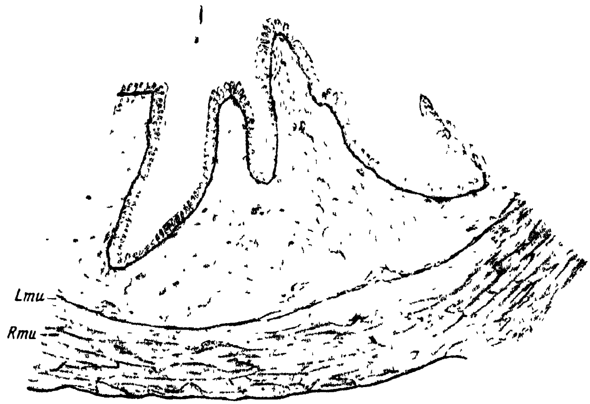


Abb. 8

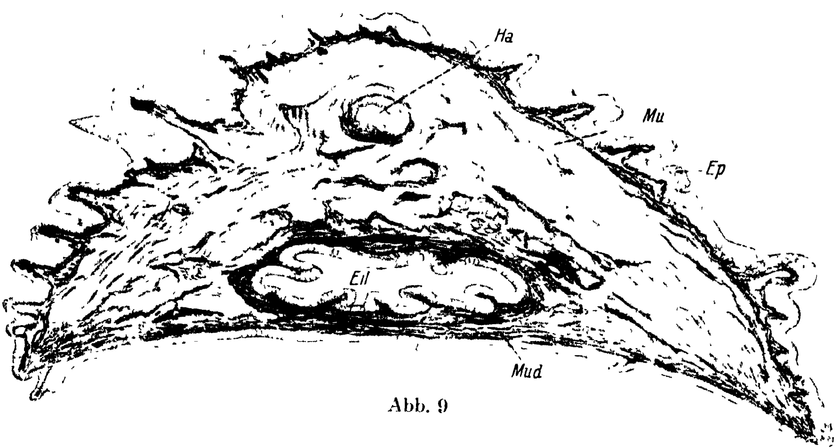
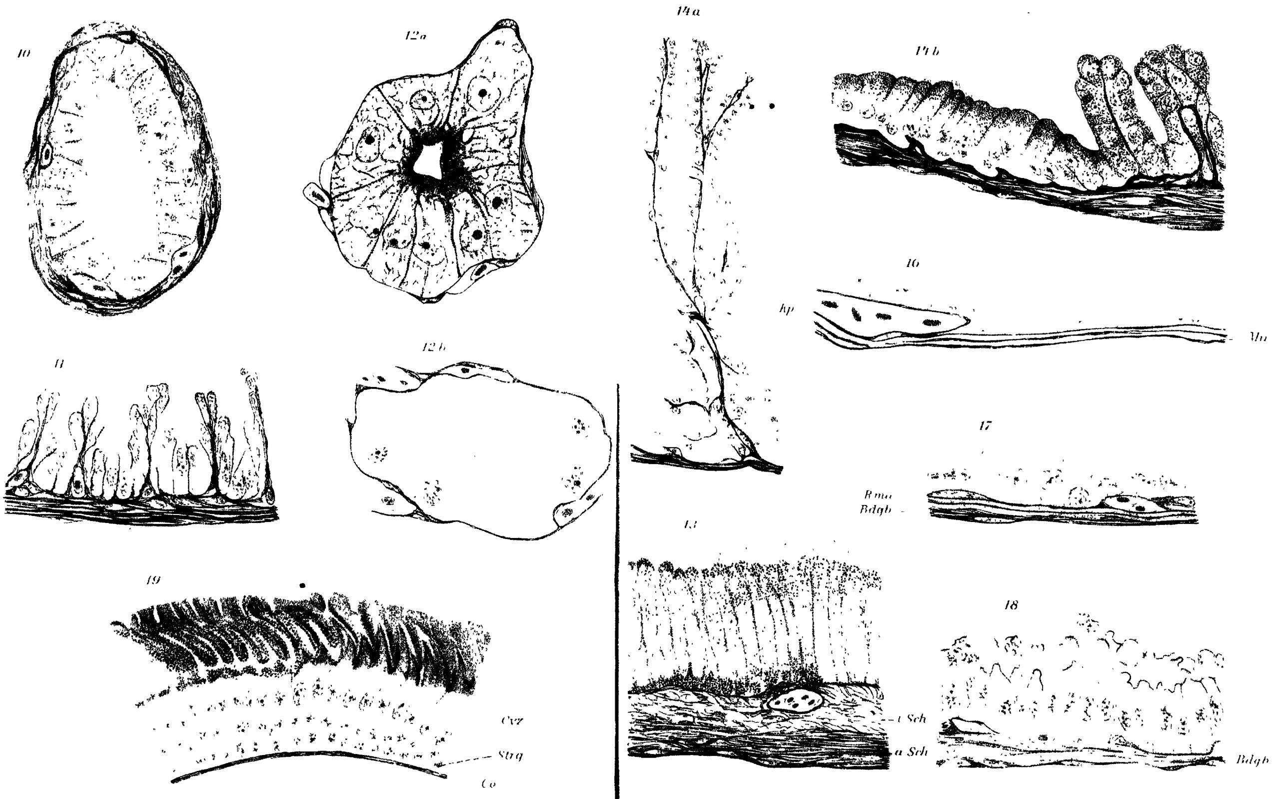


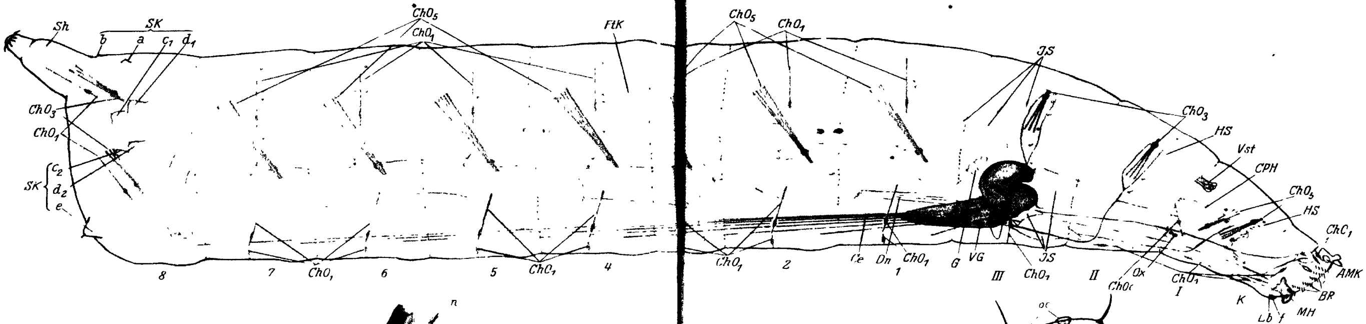
Abb. 9

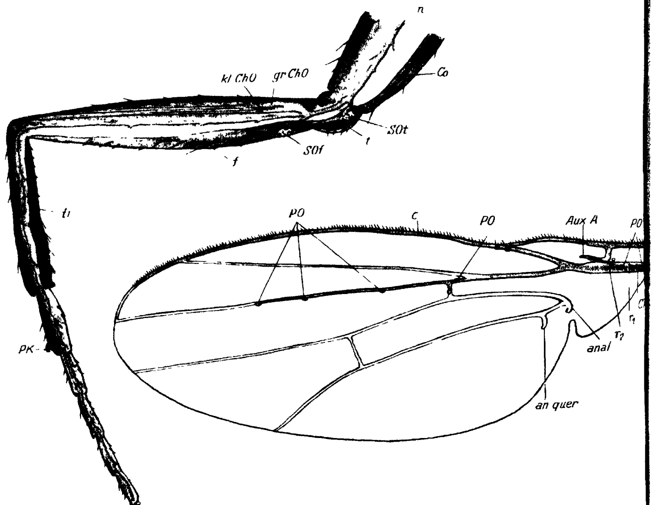


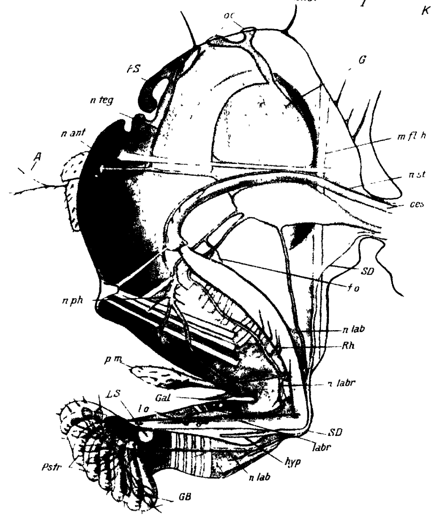
Abb. 15

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig


10
12a
14a
14b
16
kp
Mn
11
12b
17
Rmu
Bdgb
19
13
18
Cxz
Strg
Co
i Sch
a Sch
Bdgb







Hertweck.

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig.

Date of issue.	Date of issue.	Date of issue.
[illegible]		
21-5-64		
5.6.64		